Nicht f. d. Austausch

Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Maxheinz Sy

aus Berlin-Schmargendorf.

Tag der Promotion: 6. 5. 1936.
Tag der mündlichen Prüfung: 27. 6. 1935.

Bernburg 1936.

Druck von Gustav Kunze (Dornblüth Nachf.), Bernburg.

72

Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der Philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Maxheinz Sy

aus Berlin-Schmargendorf.

Tag der Promotion: 6. 5. 1936.
Tag der mündlichen Prüfung: 27. 6. 1935.

Bernburg 1936.

Druck von Gustav Kunze (Dornblüth Nachf.), Bernburg.

Referenten: Professor Dr. Zimmer
Professor Dr. Hesse.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus: Journal für Ornithologie 84, Heft 2, 1936.

Funktionell-anatomische Untersuchungen am Vogelflügel.

Von **Maxheinz Sy.**

Mit 52 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	200
I. Sternum und Schultergürtel	201
A. Funktionelle Gesichtspunkte	201
B. Artikulare und ligamentöse Verbindungen des Schultergürtels und des Sternums	202
C. Muskulöse Verbindungen des Schultergürtels und des Sternums	207
II. Oberarm	210
A. Funktionelle Gesichtspunkte	210
B. Schultergelenk	214
C. Bandapparat	220
D. Muskeln des Humerus	223
III. Unterarm	239
A. Funktionelle Gesichtspunkte	239
B. Ellenbogengelenk	239
C. Bandapparat	250
D. Muskulatur	252
IV. Hand	257
A. Funktionelle Gesichtspunkte	257
B. Handgelenk	259
1. Gelenk zwischen Unterarm und Carpalia	260
2. Gelenk zwischen Carpalia und Metacarpus	263
C. Bandapparat	268
D. Muskulatur	271
V. Finger	274
A. Gelenke und Bänder	275
1. Daumen	275
2. Zweiter Finger	276
3. Dritter Finger	278
B. Muskulatur	279
VI. Schwungfederbefestigung	283
A. Armschwingen	284
B. Handschwingen	287
C. Gemeinsame Ligamente der Schwungfedern	288
Rückblick	291
Muskelverzeichnis	295
Literaturverzeichnis	296

Einleitung.

Die meisten Arbeiten über die Vorderextremität der Vögel bringen wohl mehr oder minder eingehende Beschreibungen der Anatomie, beschränken sich aber darauf, sie für den Ausbau eines Systems der Vögel auszuwerten. Die funktionelle Behandlung ist demgegenüber in den letzten hundert Jahren fast ganz in den Hintergrund getreten. Die gründlichste Darstellung dieser Art verdanken wir PRECHTL (1846), auf dem alle späteren Kompendien fußen. Der gewaltige Fortschritt aber, den vor allem die Kenntnis der Mechanik des Vogelfluges seither gemacht hat, fordert dazu heraus, die funktionelle Anatomie des Flügels erneut darzustellen und dabei auf die moderne Problemstellung Rücksicht zu nehmen. Ferner sind die kinematischen Gelenkuntersuchungen sehr unzureichend oder fehlen ganz. Beobachtung der Bewegungstechnik des Flügels und Kenntnis des anatomischen Aufbaus sind gleich wichtige Grundlagen, um unter den theoretischen Möglichkeiten das tatsächlich verwendete Prinzip zu finden. Die funktionelle Untersuchung des Flügels ist darum auch für den Flugtheoretiker von Bedeutung, da sie Aufschluß über die Leistungsfähigkeit des tierischen Flugapparates zu geben vermag. Um aber den Umfang der Arbeit nicht ungebührlich zu vergrößern, mußte auf die ursprünglich beabsichtigte Darstellung der einzelnen Flugtheorien und eine Prüfung derselben auf ihre Uebereinstimmung mit den hier dargelegten Ergebnissen der funktionellen Untersuchung verzichtet werden; dies mag einer späteren Gelegenheit vorbehalten bleiben. Aus dem gleichen Grunde mußte auch davon abgesehen werden, auf Modifikationen, die sich aus der Benutzung des Flügels zum Schwimmen (Pinguine, Alken) oder als Folge des Flugverlustes ergeben, einzugehen. Eingehend untersucht, meist unter Feststellung des relativen Gewichtes jedes einzelnen Muskels, wurden folgende Arten:

Haustaube, *Columba livia (domestica)*	Storch, *Ciconia ciconia*
Heringsmöwe, *Larus fuscus*	Sperber, *Accipiter nisus*
Eisente, *Clangula hyemalis*	Geierseeadler, *Gypohierax angolensis*
Höckerschwan, *Cygnus olor*	Nebelkrähe, *Corvus cornix*
Flamingo, *Phoenicopterus roseus*	Buchfink, *Fringilla coelebs.*

An zahlreichen weiteren Arten wurden Teiluntersuchungen vorgenommen, von denen die wichtigsten an den betreffenden Stellen im Text genannt werden.

Als Grundlage für die funktionelle Betrachtung war es notwendig, ein genaues Bild von der Bewegungsweise des Flügels zu gewinnen. Dazu diente das Studium zahlreicher Zeitlupenaufnahmen, das mir durch

das freundliche Entgegenkommen der „Ufa“ ermöglicht wurde. Selbstverständlich war eine umfassende Kenntnis der flugtheoretischen Literatur, von der einige der wesentlichsten Arbeiten im Literaturverzeichnis angeführt werden.

Ein Wort des Dankes auch an dieser Stelle allen jenen, deren Unterstützung mir die Durchführung meiner Arbeit ermöglichte, insbesondere Herrn Prof. Dr. E. Stresemann für die Anregung zu dieser Arbeit und seine stete Hilfsbereitschaft und Herrn Prof. Dr. C. Zimmer für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes im Berliner Zoologischen Museums, Herrn Dr. N. Kaufmann, dessen freundliches Entgegenkommen mir die Durcharbeit des reichen Materials der „Ufa“ an Zeitlupenaufnahmen fliegender Vögel erlaubte, Herrn Dr. E. Schüz von der Vogelwarte Rossitten für die Beschaffung zahlreicher lebender und toter Vögel, Herrn Dr. med. dent. E. Mosch für die Freundlichkeit, mir seinen Röntgenapparat zur Verfügung zu stellen und bei der Anfertigung der Aufnahmen behilflich zu sein.

I. Sternum und Schultergürtel.

A. Funktionelle Gesichtspunkte.

Sternum und Schultergürtel nehmen zwischen Flügel und Körper eine vermittelnde Stellung ein, indem sie sich einerseits dem Bau des Körpers eingliedern, an seiner Festigung und seinen Bewegungen beteiligt sind, andererseits dem freien Arm Gelenk und Muskelansatz bieten. Eine sehr eingehende und unbedingt zuverlässige Darstellung der Anatomie dieses Flügelabschnittes hat Max Fürbringer (1888) zum Verfasser. Auch über die funktionelle Bedeutung der besonderen Gestaltung dieser Teile beim Vogel ist vieles bekannt, so daß kurze Hinweise genügen und nur auf einzelne, bisher nicht beachtete statische Gesichtspunkte näher eingegangen zu werden braucht.

Während beim Stehen der Rumpf des Vogels an der Wirbelsäule hängt, ruht er im Fluge auf dem Brustbein. Die Flügel stützen sich auf die Luft und übertragen die Unterstützung auf den Schultergürtel und das Brustbein. Sternum und Schultergürtel bilden so einen gemeinsamen Stützapparat. Die Länge des Sternums ist nicht nur als Folge der Vergrößerung des Brustmuskels und seiner Ansatzfläche zu verstehen, sondern ist ebenso als eine notwendige Stützfläche der Eingeweide zu betrachten. Dafür spricht auch die Tatsache, daß der M. pectoralis nicht immer das Ende des Sternums erreicht (z. B. *Cygnus*).

Das einzige Gelenk innerhalb dieses Knochensystems stellt die Verbindung des Sternums mit den Coracoiden dar. Die übrigen Knochenverbindungen sind zwar keineswegs starr, entwickeln jedoch

keine Artikulationsflächen. Für die Beanspruchung dieses Gelenkes ist die Lage der Schultergelenke und des Schwerpunktes maßgebend, auf die bei der Betrachtung des Schultergelenkes noch näher eingegangen werden muß. Der Schwerpunkt findet sich in der Gegend des Herzens über dem vorderen Teil des Brustbeines (K. ZIMMER 1935), während die Schultergelenke, durch die der auf die Flügel wirkende Hub auf den Rumpf übertragen wird, an den vorderen Enden der Coracoide liegen, die zusammen mit den Scapulae die zonalen Pfannen bilden. Der nach unten ziehenden, im Schwerpunkt zusammenfaßbaren Schwerkraft wirkt die durch den Luftdruck erzeugte Hubkraft entgegen. Sie wird aber nicht in der Nähe des Schwerpunktes auf den Rumpf übertragen, sondern weiter vorn, eben in den Schultergelenken. Man kann die Befestigungsweise des Schultergürtels mit einer Stange vergleichen, die nicht in der Mitte, im Punkte des Gleichgewichtes, sondern an einem Ende gehalten wird. Die Stange zieht mit dem freien Ende nach unten, und man hält sie in der Lage durch einen Gegendruck, der das freie Ende entsprechend hochdreht. Befindet sich in der Stange ein Gelenk, so wird der freie Abschnitt nach unten sinken. Diese Bewegungstendenz liegt auch an den Gelenken zwischen Sternum und Coracoiden vor. Die Beanspruchung dieser Gelenke wird am stärksten sein beim aktiven Niederschlag, am geringsten beim Aufschlag. Zu erwarten ist also eine Einrichtung, die dieser Bewegungstendenz entgegenwirkt.

B. Artikulare und ligamentöse Verbindungen des Schultergürtels und des Sternums.

Die Verbindung der Coracoide mit dem Sternum ist fast ausnahmslos mehr oder weniger beweglich. Das Gelenk besteht am Sternum aus einer Rinne, in die das Ende des Caracoids keilförmig eingreift. Es besitzt somit nur eine Achse. Eine Bewegung um diese Achse ist insoweit möglich, als die sternale Rinne einen größeren Winkel besitzt als der Keil des Coracoids. Die Richtung der Bewegung ist abhängig von der Lage der Gelenkachsen. Am Sternum bilden sie in der Ansicht von ventral (Abb. 1a) einen Winkel mit nach vorn gerichteter Spitze, von vorn gesehen (Abb. 1b) einen Winkel mit nach unten gerichteter Spitze. Betrachtet man die Achsen als Punctum fixum, so ergibt sich für die Schulterenden der Coracoide eine Bewegung von oben medial nach unten lateral, die fernerhin als Abduktion bezeichnet werden mag, woraus sich von selbst die Kennzeichnung der entgegengesetzten Richtung als Adduktion er-

gibt. Eine Abduktion der Caracoide ist also gleichzeitig gekoppelt mit einem Auseinanderweichen ihrer Schulterenden, eine Adduktion mit gegenseitiger Annäherung. Betrachtet man die Coracoide als feststehend, so kann das Sternum bei dieser Lage der Gelenkachsen eigentlich keine Bewegung ausführen. Bleiben die Coracoide aber nur in der Sagittalebene fixiert, so kann das Sternum mit seinem caudalen Ende gehoben (adduziert) und gesenkt (abduziert) werden, wenn gleichzeitig die Schulterenden der Coracoide sich nähern bzw. auseinander-

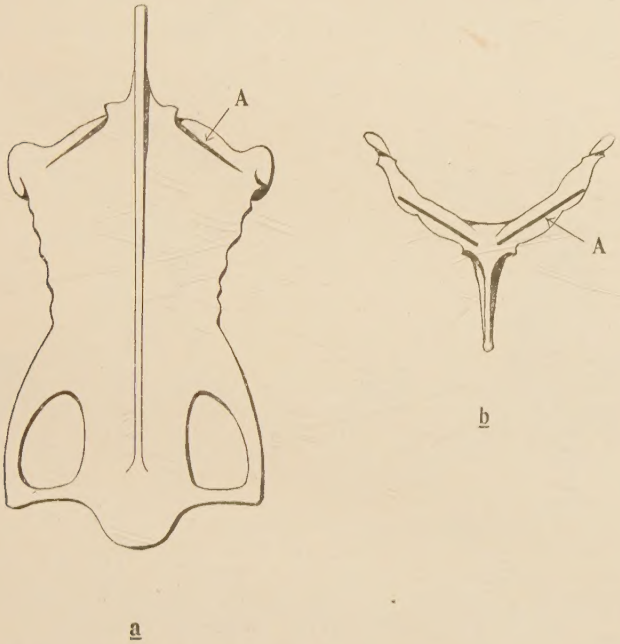


Abb. 1. Stellung der Achsen (A) des Gelenkes zwischen Sternum und Coracoiden a Sternum von unten, b von vorn. (*Mergus serrator.*)

weichen. Daneben besteht noch ein weiterer Grad der Bewegungsfreiheit, nämlich ein Gleiten der Coracoide in Richtung ihrer Achsen.

Eine Abduktion kommt im Fluge insbesondere beim Niederschlag dauernd passiv zustande. Die Ursache hatten wir in der Lage der Schultergelenke und des Schwerpunktes kennen gelernt. Die Synovialkapsel ist nicht stark genug, um dem dadurch auf sie ausgeübten Zug Widerstand leisten zu können. Die Abduktion wird ferner gehemmt durch die Membrana sterno-coraco-clavicularis, die zwischen Coracoid,

Sternum und je einer Hälfte der Furcula ausgespannt ist (Abb. 2). Ist eine Spina sterni vorhanden, so schaltet sich diese zwischen Sternum bzw. Crista sterni und Membran ein (Abb. 3). Die Besonderheit der Membran besteht darin, daß sie in sich mehrere Funktionen vereinigt; sie hemmt sowohl die Adduktion wie auch die Abduktion und dient außerdem noch als Ansatz für den M. supracoracoideus. Ihre Fasern entspringen am Sternum und der Crista sterni und laufen zu den Schulterteilen des Coracoids und der Furcula und füllen so den Raum zwischen Sternum, Furcula und Coracoid aus. Die Membran ist nicht eben, sondern stellt eine gewölbte Fläche dar, indem sie an der Crista mit

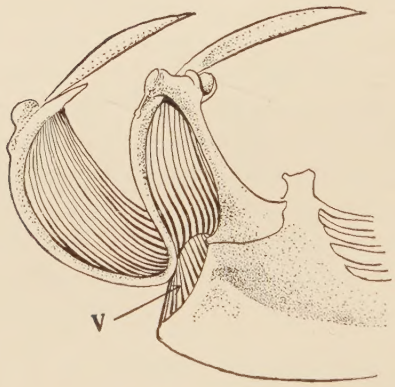


Abb. 2.

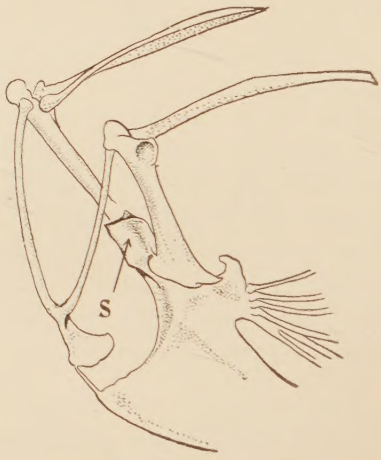


Abb. 3.

Abb. 2. Membrana sterno-coraco-clavicularis. Erhöhung des Ansatzpunktes durch partielle Verwachsung (V). (*Bucephala clangula.*)

Abb. 3. Erhöhung des Ansatzpunktes der Membrana sterno-coraco-clavicularis durch Einschaltung einer Spina sterni (S). (*Lyrurus tetrix.*)

der entsprechenden Membran der anderen Seite gemeinsam entspringt, beide in der Höhe des Sternumkörpers sich trennen und medial um das ihnen entsprechende Coracoid herumlaufen. Bewegt man das Coracoid, so kann man erkennen, daß sich bei Adduktion der cristale Abschnitt der Membran spannt, bei Abduktion der sternale Abschnitt, während zwischen beiden eine Zone von immer annähernd gleichmäßiger Spannung liegt. Abb. 4a zeigt schematisch das Prinzip der abwechselnden Spannung, das sich ohne weiteres aus der Lage vor bzw. hinter der Drehungsachse ergibt. Die mittlere Zone wird immer gleichmäßig

gespannt sein, wenn ihr Ansatz in der Verlängerung der Achse der Coracoidbewegung liegt. In der Regel findet sich der Ansatz aber nicht in der Bewegungsachse, sondern wird nach oben gegen den Schulterteil des Coracoids hin verschoben, wodurch auch dieser Abschnitt sich an der Bewegungshemmung beteiligt und zwar, wie aus Abb. 4b hervorgeht, sowohl bei Abduktion wie bei Adduktion. Dieser erhöhte Ansatz kann auf verschiedenen Wegen zustandekommen. Ent-

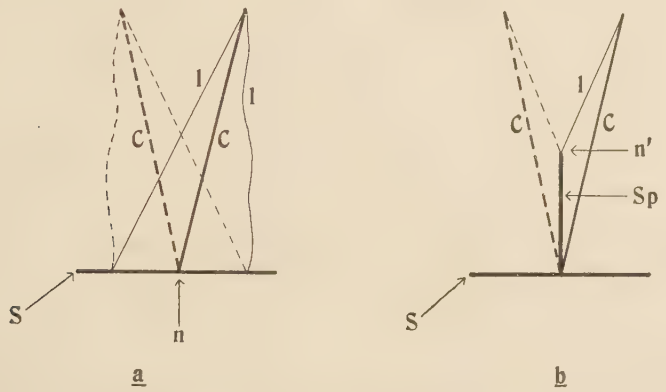


Abb. 4. Schema zur Erläuterung der Bedeutung einer Erhöhung des Ansatzpunktes der mittleren Fasern der Membrana sterno-coraco-clavicularis.
S Sternum und Crista sterni, Sp Spina sterni bzw. gemeinsamer Abschnitt der Membranae beider Seiten, C Coracoid, l randständige Fasern der Membran, n Ansatzpunkt der mittleren, durch das Coracoid verdeckten Fasern in der Achse des Gelenkes, n' erhöhter Ansatzpunkt der mittleren Fasern über der Achse. Die gestrichelten Linien entsprechen den ausgezogenen bei Bewegung des Coracoids nach links; die eine Stellung entspricht der Abduktion, die andere der Adduktion.
a) Entspringen die mittleren Fasern in der Achse des Gelenkes, so spannt sich bei Bewegung des Coracoids nur jeweils eine Seite der zur Begrenzung dienenden Membrana, während die andere erschlafft.
b) Wird der Ansatzpunkt der mittleren Fasern über die Gelenkachse verlagert (vermittels Membranverwachsung oder Spina sperni), so spannen sich diese bei Bewegung nach beiden Seiten und beteiligen sich an der Begrenzung sowohl der Bewegung nach rechts als auch der nach links.

weder trennen sich die Membranae st.-cor.-cl. beider Seiten nicht gleich am Ansatzpunkt, sondern bleiben zunächst vereint und trennen sich erst über den Drehungsachsen (Beispiel *Bucephala* Abb. 2), oder es schaltet sich die Spina sterni ein (Beispiel *Lyrurus* Abb. 3). Die Ausbildung der Spina ist verschieden. Bei größter Entwicklung ist sie an der Spitze gegabelt. Die von den Gabelenden entspringenden und zum Coracoid laufenden Partien der Membran sind dann wesentlich verstärkt und heben sich deutlich von der übrigen Bandfläche ab.

Eine zweite Verbindung zwischen Sternum und Schultergelenk geht über die Furcula. Nicht immer sind die Claviculae fest zur Furcula verwachsen, selten fehlt die Furcula ganz. Noch seltener ist die Furcula fest mit dem Sternum verwachsen. In der Regel wird die Verbindung mit diesem durch das Lig. cristo-claviculare gebildet. Diese Verbindung kann nur auf Zug beansprucht werden. Entfernen wird sich die Furcula vom Sternum, wenn das Coracoid adduziert wird, mit dem sie am Schultergelenk verbunden ist. Diese Bewegung begrenzt sie dann außerdem noch, indem sie die damit gekoppelte Annäherung der Schultergelenke hemmt. Ihre Aufgabe, einen Druck beiderseitig auf die Schultergelenke federnd abzufangen, ist schon oft und ausführlich behandelt worden. Ebenso, wie sie einem Druck von außen Widerstand leistet, kann sie aber auch einem Zug nach außen entgegenwirken. Ihre Gestalt zeigt nur, daß sie Beanspruchungen in beiden Richtungen elastisch abfedert, nicht aber, daß sie auf die eine oder andere Richtung besonders eingestellt ist. Einem Druck von außen, der die Schultergelenke annähert, wirkt sie also nicht allein durch ihre Spannung entgegen, sondern auch dadurch, daß sie mit dem Sternum ligamentös verbunden ist und die gleichzeitig mit der Annäherung verbundene Adduktion der Coracoide hemmt. Auf die charakteristische bogenförmige Vorwölbung soll später noch eingegangen werden.

Für die Vereinigung der drei Knochen des Schultergürtels am Schultergelenk erübrigt sich hier eine genaue Beschreibung, es sei nur auf die ausführliche Darstellung von FÜRBRINGER verwiesen. Nur einige funktionell wichtige Momente sind hervorzuheben.

Die drei Knochen umschließen an ihrer Verbindungsstelle das Foramen triosseum, durch das die Sehne des M. supracoracoideus läuft. Die Verbindung der Knochen ist in der Regel nicht synostotisch. Am losesten ist die Befestigung der Furcula. Aber auch die Scapula zeigt, obwohl sie an der Bildung der Gelenkfläche für den Humerus beteiligt ist, eine wechselnde Freiheit, die leicht unterschätzt wird. Sie liegt dem Coracoid in zwei Punkten an, wodurch die Bewegungsmöglichkeit auf eine Richtung festgelegt wird, und zwar ungefähr parallel zur Sagittalebene, dorsalwärts etwas lateral ausweichend, also etwa in der Ebene, die sie mit dem zugehörigen Coracoid bildet. Die Verbindung mit dem Coracoid wird von zwei Bändern gebildet, einem schwächeren mit dem Ursprung am inneren Fortsatz der Scapula, einem kräftigen vom äußeren Fortsatz. Dieses letztere Band, das Lig. coracoscapulare interosseum, enthält elastische Fasern und bildet den Boden der Gelenkpfanne für den Humerus, während der äußere Fortsatz der

Scapula die eine Seite des Pfannenrandes bildet. Auf solche Weise wird der coraco-scapulare Abschnitt des Schultergelenkes elastisch, ohne viel an Festigkeit einzubüßen, denn das den Boden der Pfanne bildende Ligament ist sehr kräftig.

C. Muskulöse Verbindungen des Schultergürtels und des Sternums.

Hierzu Abb. 5 u. 6.

(*Die jedem Muskelnamen beigefügten Zahlen stimmen mit den auf den Abbildungen und im Muskelverzeichnis verwendeten überein.*)

Für die hier in Betracht kommenden Muskeln gilt das gleiche, was über die Knochen gesagt wurde, denen sie angehören. Sie nehmen eine vermittelnde Stellung ein zwischen dem Schultergürtel und Sternum einerseits und dem übrigen Körper andererseits und sorgen für Zusammenhalt und Bewegung dieser Teile untereinander. Man rechnet

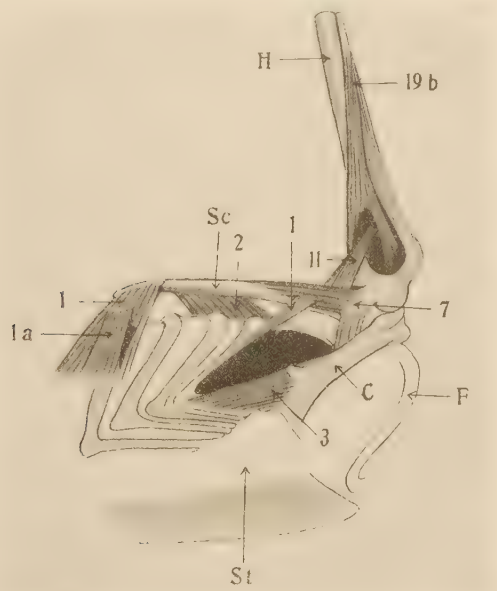


Abb. 5. Muskeln des Rumpfes und des Oberarms. Tiefste Lage, schräg von hinten. St Sternum, C Coracoid, F Furcula, Sc Scapula, H Humerus. Muskeln: 1 serratus superficialis, 1 a serr. sup. p. metapatagialis, 2 serratus profundus, 3 sterno-coracoideus, 7 subcoraco-scapularis, 11 scapuli-humeralis anterior, 19 b triceps brachialis p. humero-cubitalis. (*Casarca.*)

Diese und alle folgenden Abbildungen der Muskulatur stellen, wenn nichts anders angegeben, den rechten Flügel dar.

hierzu meist nur die im folgenden behandelten Muskeln. Mit demselben Recht könnte man aber auch die Muskulatur der Bauchdecke in diesem Zusammenhang erwähnen, soweit sie sich am Sternum anheftet. Da alle diese Muskeln für das Thema dieser Arbeit nur geringes Interesse haben, seien nur die auch sonst in der Literatur aufgeführten behandelt.

Zwei Muskeln verbinden die Scapula mit den Rippen. Der M. serratus superficialis (1) entspringt von den Rippen und zieht dorsalwärts zur Scapula, an deren ventralen Kante und Innenfläche er sich anheftet. Dabei ist er in einzelne Partien aufgelöst, entweder in eine hintere am freien und eine vordere am coracoidalen Ende der

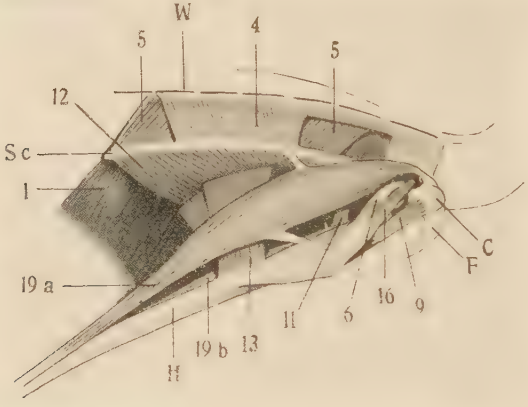


Abb. 6. Muskeln des Rumpfes und des Oberarms. Dorsalansicht, tiefere Lage. W Wirbelsäule, C Coracoid, F Furcula, Sc Scapula, H Humerus. Muskeln: 1 serratus superficialis, 4 rhomboideus superficialis, 5 rhomb. profundus, 6 Sehne des supracoracoideus, 9 coraco-brachialis anterior, 11 scapuli-humeralis anterior, 12 scap.-hum. posterior, 13 latissimus dorsi, 16 deltoideus minor, 19a triceps brachialis p. scapulicubitalis, 19b tric. brach. p. humero-cubitalis. (*Casarca*.)

Scapula oder in mehrere, die sich mehr oder weniger gleichmäßig an der Scapula verteilen. Er kann entweder die Scapula abwärts ziehen oder die Rippen aufwärts, je nachdem ob im Fluge der Schultergürtel oder im Stehen der Körper den ruhenden Pol darstellt. Offenbar wirkt er mehr auf die Rippen als auf die Scapula und dient als Atemmuskel im Fluge, indem er, wenn die Scapula festgestellt ist, die Rippen und mit ihnen die Wirbelsäule hebt. Dafür spricht auch seine Aufteilung: denn nur die hinteren Partien wirken an einem günstigen Hebel, während die vorderen dicht am Drehpunkt ansetzen. Für die Hebung der Rippen ist aber die gleichmäßige Verteilung nur günstig, da dann

auch die Rippen gleichzeitig nach oben gezogen werden und der Brustkorb sich gleichmäßig erweitert. Außerdem ist keine Phase der Flügelbewegung denkbar, bei der vom Flügel her durch Muskeln oder Bänder die Scapula nach oben gezogen und der Muskel beansprucht würde.

Die zweite Verbindung zwischen Rippen und Scapula bildet der M. serratus profundus (2). Seine Fasern laufen ungefähr parallel zur Wirbelsäule. Er entspringt an den vorderen Rippen und befestigt sich, caudalwärts laufend, auf der Unterseite der Scapula, von ihr größtenteils verdeckt. Seine Kontraktion kann Caudalbewegung der Rippen oder Cranialbewegung der Scapula bewirken, sicher ist aber während des Fluges seine Funktion die Bewegung der Rippen.

Zwei weitere Muskeln, die Mm. rhomboidei, verbinden die Scapula mit der Wirbelsäule. Beide sind flächig entwickelt, und ihre Breite entspricht meist der Scapulalänge, die vordersten Partien befestigen sich auch noch an der Furcula. Ihre Fasern haben divergierende Richtung: Während die Fasern des M. rhomboideus superficialis (4) von der Wirbelsäule senkrecht oder leicht caudalwärts laufen, sind die Fasern des M. rhomb. profundus (5) schräg kopfwärts gerichtet. Da die Muskeln beider Seiten einen gemeinsamen Ursprung an der Wirbelsäule haben, so wird auch die Kontraktion auf beiden Seiten gleichzeitig erfolgen und die Mittelstellung der Wirbelsäule immer gewahrt bleiben. Die für die Wirbelsäule resultierende Bewegung kann in zwei Richtungen erfolgen: Caudalwärts bei alleiniger Kontraktion des M. rhomb. prof., senkrecht in der Medianebene besonders bei Kontraktion des M. rhomb. superf., und zwar in die Ebene der Scapulae beider Seiten, also ventralwärts, wenn die Wirbelsäule höher steht, dorsalwärts, wenn sie tiefer steht. Bildet beim Stehen die Wirbelsäule das Punktum fixum, so ergeben sich für die Scapula die entsprechenden entgegengesetzten Bewegungen. Daneben haben diese Muskeln auch für den Zusammenhalt des Schultergürtels eine Bedeutung insofern, als sie eine Verbindung von Scapula zu Scapula darstellen und einem Zug der Mm. scapulihumerales (11, 12), der die Scapulae vom Körper zu entfernen strebt, entgegenwirken können.

Der einzige Muskel zwischen Sternum und Schultergürtel ist der M. sterno-coracoideus (3). Er entspringt von der Innen- und Außenfläche des Sternums und heftet sich auf der Innenseite und am lateralen Zapfen des Coracoids an. Der Ursprung liegt vielfach auch an der Basis der Rippen, selten ausschließlich dort. Gadow schließt sich der Ansicht Rüdingers an und meint, die Wirkung auf die Rippen wäre größer als die auf die Coracoide, da die Rippen viel beweglicher mit

dem Sternum verbunden seien als die Coracoide. Diese Deutung kann aber nicht zutreffen, da in der Regel ein Teil der Fasern vom Sternum zum Coracoid zieht und garnicht an die Rippen herantritt. Aus der Zugrichtung der Fasern ist nicht zu ersehen, daß bei Kontraktion eine Bewegung des Coracoids in einer der beiden möglichen Ebenen erfolge. Offenbar dient der Muskel zur Unterstützung des Bandapparates bei lateralem Druck auf die Schultergelenke, wozu er durch seine laterale Lage befähigt ist.

II. Oberarm.

A. Funktionelle Gesichtspunkte.

Die Verbindung zwischen Flügel und Körper wird durch das Schultergelenk hergestellt. Es bildet zusammen mit dem Skelett des freien Armes die Achse, um die der Flügel in mehr oder weniger starkem Maße drehbar ist. Die Schultergelenke liegen aber vor dem Schwerpunkt des Vogels. Hält man einen toten Vogel an den Schultergelenken so in der Luft, daß der Körper frei in der Medianebene schwingen kann, so hängt der Körper beinahe senkrecht nach unten. Während des gleichmäßigen Fluges aber — abgesehen also vom Rütteln, von der Bremsstellung vor dem Landen und vom Abflug — liegt der Körper wagerecht in der Luft, wie man an jedem fliegenden Vogel ohne weiteres erkennen kann. Die Frage, wie es kommt, daß der Vogel den Körper in der Luft wagerecht stellen kann, obwohl die Schultergelenke vor dem Schwerpunkt liegen, hat schon viele der älteren Flugmechaniker beschäftigt. So gibt Prechtl für eine Reihe von Muskeln (insbesondere M. latissimus dorsi und M. supracoracoideus) an, daß sie den Körper während des Fluges zu heben hätten. Andere meinen, der Luftstrom, der im Fluge auf den Körper trifft, hebe ihn empor. Es läßt sich nicht bestreiten, daß der Luftdruck eine solche Wirkung auf den Körper ausübt. Sie reicht aber keineswegs aus, ihn in die Wagerechte zu heben; denn die dies bewirkende Kraft muß recht groß sein, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man in der erwähnten Weise den Körper an den Schultergelenken festhält und nun in die Wagerechte hebt. Außerdem müßte der breite Schwanzfächer dafür von besonderer Bedeutung sein, da er eine große Fläche bildet und durch seine Entfernung vom Drehpunkt die größte Hebelwirkung besitzt. Ein Vogel, dem sämtliche Schwanzfedern fehlen, liegt aber ebenso wagerecht in der Luft, wie Artgenossen mit vollständigem Schwanz. Der Luftdruck allein ist also nicht imstande, den Körper im Fluge wagerecht zu halten. Auch die von Prechtl erwähnten Muskeln haben

nicht die Aufgabe, den Körper zu heben; ihre Funktion wird bei der Besprechung der Muskeln noch behandelt werden. Die aus der Lage des Schwerpunktes und der Schultergelenke sich ergebenden Gesichtspunkte sind für das Verständnis des anatomischen Bauplans von so grundlegender Bedeutung, daß sie eine eingehendere Erörterung benötigen.

Betrachten wir zunächst die Druckverhältnisse am Flügel. Das Schultergelenk liegt an der vorderen Kante des Flügels; die vordere Kante ist also als die Achse anzusehen, um die der Flügel proniert und supiniert wird. Der Luftdruck, auf den der Vogel sich im Fluge stützt, belastet die Flügel nur auf der einen Seite der Achse — weil eben die Achse an der vorderen Kante des Flügels liegt — und übt gleichzeitig eine Drehkraft im pronatorischen Sinne aus. An allen Gelenken sind darum besondere Vorrichtungen getroffen, um diesem Druck zu widerstehen. Jedes Glied stützt sich dabei gegen das proximal benachbarte. So überträgt und vermehrt sich die Drehwirkung über die Gelenke von Knochen zu Knochen und ist am stärksten am Schultergelenk. Die anderen Knochen bekommen ihre Versteifung gegen Pronation immer vom nächsten proximalen. Woher nimmt nun der Humerus die Kraft, um diesem summierten pronatorischen Druck Widerstand zu leisten? Wären bei ihm nicht starke supinatorische Kräfte tätig, die dem pronatorischen Druck entgegenwirken können, würde die Drehfestigkeit der anderen Gelenke auch nichts nützen. Der einzige Körperteil, an dem der Humerus eine entsprechende Unterstützung finden kann, ist der Körper selbst. Ueberträgt sich der pronatorische Druck auf den Körper, so wird dieser auch proniert werden, d. h. sein hinter dem Drehpunkt, dem Schultergelenk, gelegener Teil gehoben, sein vor dem Drehpunkt gelegener gesenkt werden. Einem solchen Druck zu widerstehen, ist der Körper aber durchaus befähigt, da der Schwerpunkt hinter den Schultergelenken liegt und, wie wir sahen, der Körper eines an den Schultergelenken gehaltenen Vogels beinahe senkrecht nach unten hängt.

Damit ist einerseits die Kraft gefunden, die den Vogelkörper während des Fluges in die Wagerechte hebt, andererseits auch die Kraft, die dem Luftdruck den nötigen Widerstand gegen Drehung des Flügels um die vordere Kante als Achse bietet. Beide Kräfte müssen sich neutralisieren, damit weder der Körper sich über die Wagerechte erhebt, noch der Gegendruck des Flügels den pronatorischen Druck der Luft übertrifft. Es läßt sich leicht zeigen, daß beide Kräfte gleich groß sein müssen, wenn die Stellung der Flügel in der Frontalebene die Gleichgewichtslage des Vogels gewährleistet (Abb. 7):

Der anf einen Flügel wirkende Luftdruck läßt sich zusammenfassen in einem Druckpunkt, ebenso wie die Schwerkraft im Schwerpunkt. Die Verbindungslinie zwischen beiden Druckpunkten muß in einer senkrechten Ebene liegen, die durch den Schwerpunkt geht, damit der Vogel in der Luft in wagerechter Stellung bleibt. D. h. in der Projektion auf die Horizontale muß die Verbindungslinie der Druckpunkte den Schwerpunkt schneiden. Rücken die Druckpunkte nach vorn, so sinkt der Körper hinten herunter, rücken sie nach hinten, so senkt sich der Kopfteil.

Eine gewisse Verschiebung der Druckpunkte am Flügel kommt dadurch zustande, daß die Flügel nicht allein der tragende Teil des Vogels sind. Der Luftdruck wirkt auch auf Körper und Schwanz. Wie

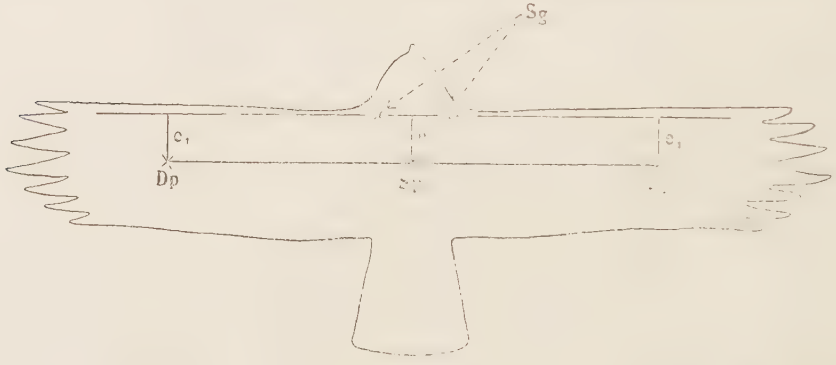


Abb. 7. Lage der Druckpunkte (Dp) und des Schwerpunktes (Sp) zur Rotationsachse durch die Schultergelenke (Sg). Die Entfernungen der Druckpunkte (e_1) und des Schwerpunktes (e_2) von der Rotationsachse sind gleich.

gering aber die tragende Wirkung dieser Teile ist, zeigt die große Flächenausbildung der Flügel. Auf die verhältnismäßig geringe Bedeutung des Schwanzfittichs für die Körperstellung im Fluge wurde schon hingewiesen. Eine geringe Caudalverschiebung der Flügel genügt, um den fehlenden Druck auf den Schwanzfittich auszugleichen. Für die Erörterung der statischen Verhältnisse des Schultergürtels und Schultergelenkes kann man die geringe Druckwirkung auf Körper und Schwanz vernachlässigen und annehmen, daß der Luftdruck nur auf die Flügel wirkt.

Es liegen also, wie wir feststellten, Druckpunkte und Schwerpunkt in der Horizontalprojektion in einer Linie (Abb. 7). Beim Vogel liegt aber die Verbindung zwischen Druckpunkten der Flügel und Schwerpunkt im Körper nicht auf dieser Linie, sondern weit davor in den Schultergelenken. Parallel zur Druckpunkt-Schwerpunktlinie, durch

die Schultergelenke gehend, liegt also die Achse für Drehung der Flügel gegen den Körper bzw. des Körpers gegen die Flügel. Die Entfernung der Druckpunkte und die des Schwerpunktes von dieser Achse sind gleich. Da die Drehkräfte des Flügels und des Körpers allein von ihrer Entfernung von der gemeinsamen Drehachse abhängig sind, heben sich die antagonistischen Drehwirkungen auf. Die Stellung des Vogelkörpers ist also nur von der Lage der Druckpunkte zum Schwerpunkt abhängig, und es spielt keine Rolle, daß die Verbindung zwischen Flügel und Rumpf sich vor der Druckpunkt-Schwerpunktebene befindet. Entspricht die Lage der Druckpunkte zum Schwerpunkt der Bedingung für horizontale Gleichgewichtsstellung, so sind auch die beiden antagonistischen Drehkräfte, die die Flügel zu pronieren und den Körper zu supinieren streben, gleich groß, da ihre Hebel (e_1 und e_2) gleich lang sind.

Für die Befestigung der Flügel ergibt sich aber daraus die Aufgabe, eine unbedingte Sicherheit gegen passive pronatorische Drehung der Flügel zu gewährleisten. Dies kann entweder durch die Gelenkverbindung oder durch Muskeln erreicht werden. Es kann an dieser Stelle nur ganz allgemein festgestellt werden, wie Muskeln oder Bänder wirken müssen, wenn sie im Fluge den Körper heben sollen. Im Gegensatz zu der von Prechtl vertretenen Anschauung muß betont werden, daß es bedeutungslos ist, ob ein Muskel am Körper ventral oder dorsal vom Schultergelenk ansetzt, sondern daß allein die von ihm auf den Flügel ausgeübte Drehwirkung maßgebend ist. Denn ein Muskel, der keine Drehwirkung auf den Flügel ausübt, an diesem also an der durch die Schultergelenke führenden Achse ansetzt, kann den Körper weder heben noch senken, da er den Körperteil, an dem er entspringt, geradewegs auf die Achse zu bewegt, eine Hebung oder Senkung nur dann möglich wäre, wenn seine Zugrichtung ventral oder dorsal an ihr vorbeiführte; dies ist aber nur möglich, wenn der Muskel am Flügel nicht in der Achse ansetzt. Dann aber würde er auf diesen eine ebenso kräftige Drehwirkung wie auf den Körper ausüben, nur im entgegengesetzten Sinne. Es kommen also als Heber des hinter den Schultergelenken gelegenen Körperabschnittes nur solche Muskeln in Betracht, die den Flügel zu supinieren streben. Auch Bänder, die eine Pronation des Flügels verhindern, wirken gleichzeitig im Grad ihrer Beanspruchung hebend auf den Körper.

Man sollte danach erwarten, daß der M. pectoralis, der den Niederschlag besorgt, gleichzeitig durch entsprechenden Ansatz eine Supination des Flügels besorgt. Das ist aber nicht der Fall, im Gegenteil, der

M. pectoralis proniert den ausgebreiteten Flügel sogar. Das läßt vermuten, daß die Sicherung gegen Pronation hauptsächlich im Schultergelenk liegt. Da das Gelenk unter diesem Gesichtspunkt noch nicht betrachtet worden ist, soll darauf das Augenmerk besonders gerichtet werden.

B. Schultergelenk.

Das Schultergelenk der Vögel besitzt eine Form, die man im Gegensatz zum Schultergelenk der Säuger als unvollkommenes Sattelgelenk zu bezeichnen pflegt. Unsere Untersuchung wird ergeben, daß diese Bezeichnung nicht berechtigt ist. An der Bildung der dem Humerus dargebotenen Pfanne, die fernerhin im Gegensatz zur humeralen kurz als zonale Gelenkfläche bezeichnet werden mag, beteiligen sich Coracoid und Scapula in der Weise, daß das Coracoid eine vordere, die Scapula

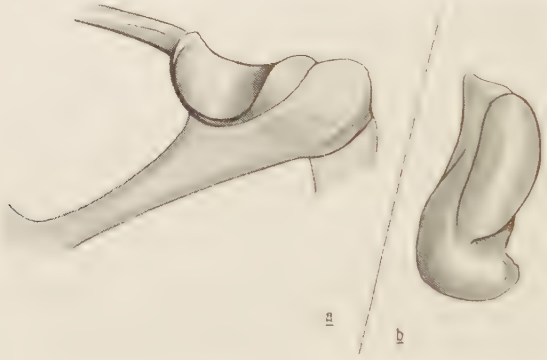


Abb. 8. Schultergelenk. a zonale, b humerale Gelenkfläche. (*Gypohierax.*)

eine hintere Lippe liefert, während der Boden der Pfanne vom Lig. coraco-scapulare interosseum gebildet wird. Dieses Ligament besteht nach Fürbringer vorwiegend aus faserigem Bindegewebe, dem Knorpelzellen und elastische Fasern beigefügt sind. Die Gestalt der zonalen Gelenkfläche (Abb. 8a) ist die eines Ovals, dessen längerer Durchmesser etwa die Richtung des benachbarten Scapulaabschnittes hat und somit zur Rückenlinie einen Winkel von 15—30° (Stresemann) bildet. In dieser Richtung ist die Gelenkfläche stark konkav, während sie in der Ebene des dazu senkrecht stehenden Durchmessers plan bis leicht konkav, gegen das Foramen triosseum leicht konvex ist. Dieser Gelenkfläche fügt sich der unregelmäßig eiförmige Kopf des Humerus ein, an dem man einen großen, schwach gekrümmten und einen kleinen, stark gekrümmten Querschnitt unterscheiden kann (Abb. 8b). Die Richtung

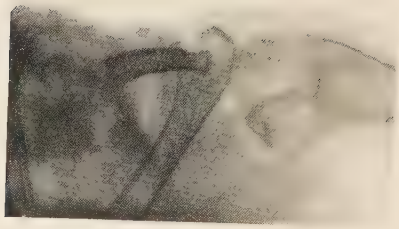
der stärksten Krümmung der humeralen Gelenkfläche fällt zusammen mit der Richtung der starken Konkavität der zonalen Gelenkfläche. Der lange, schwachgekrümmte Durchmesser des Humeruskopfes liegt der zonalen in ihrer kurzen und nahezu planen Richtung an. Aus dieser Gestalt der Gelenkflächen ist zu schließen, daß der Bewegungsablauf verschieden sein dürfte, je nachdem die Bewegung des Humerus in der Richtung seines langen oder seines kurzen Kopfdurchmesserserfolgt.

In Richtung der starken Krümmung ist infolge der Flächenkongruenz nur eine Bewegungsart möglich, nämlich reines Gleiten. Für die in der dazu senkrecht stehenden Ebene erfolgende Bewegung dagegen läßt sich die Art des Bewegungsablaufes nicht unmittelbar aus der Gestalt der Gelenkflächen ablesen. Der Humeruskopf bewegt sich in dieser Richtung allein auf dem Lig. cor.-scap. interosseum, das zwar nach Entfernung des Oberarmes die beschriebene nahezu plane Oberfläche zeigt, bei Kompression aber infolge seiner außergewöhnlichen Elastizität jede beliebige Gestalt anzunehmen befähigt ist. In welchem Winkel der Humeruskopf dem Ligament auch anliegt, immer geschieht die Berührung unter ausgedehntem Flächenkontakt. Die tiefsten Punkte der bei verschiedener Winkelstellung des Humerus und gleichem Druck hervorgerufenen Impressionen bilden eine gegen den Humerus konvexe Wölbung. Es bestehen daher zwischen humeraler und zonaler Gelenkfläche in dieser Ebene die gleichen Möglichkeiten des Bewegungablaufes wie zwischen zwei gegeneinander konvexen Gelenkflächen allgemein, die aber hier nicht alle aufgeführt werden können; es sei dafür auf die gelenkmechanischen Arbeiten von O. Fischer und R. Fick verwiesen.

Am Gelenkpräparat läßt sich infolge der Elastizität des Lig. cor.-scap. int. nicht entscheiden, in welcher Weise der Bewegungsablauf am lebenden Tier erfolgt. Einigermaßen sichere Feststellungen können allein an Röntgenaufnahmen des lebenden Tieres gemacht werden. Wenn auch zu dem allgemeinen Nachteil der Verzerrung als besondere Schwierigkeit am Schultergelenk des Vogels noch hinzutritt, daß infolge der Verborgenheit des Gelenkes und der schiefen Lage der Bewegungsebenen zur Rückenlinie ein genauer Anhaltspunkt, bei der Aufnahme dem Film die gewünschte Orientierung zu geben, fehlt und es daher kaum möglich ist, das Gelenk zweimal in der gleichen Ebene zu treffen, so bleibt in diesem Fall doch die Röntgenaufnahme von allen Methoden die sicherste.

Die Röntgenaufnahmen (Abb. 9—11) zeigen das Schultergelenk einer Taube in verschiedenen Stellungen. Die beigefügten Umrißzeichnungen dienen zur Erläuterung. Die Stellung des Körpers ergibt sich aus der Lage des Coracoids. Aus dem benachbarten Teil der

Abb. 9.



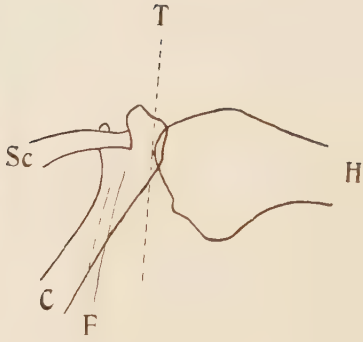
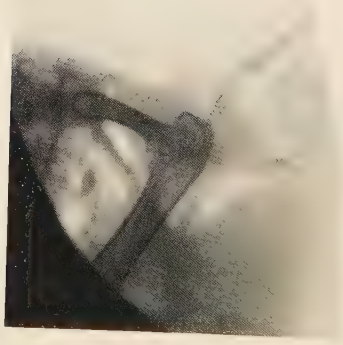


Abb. 10.



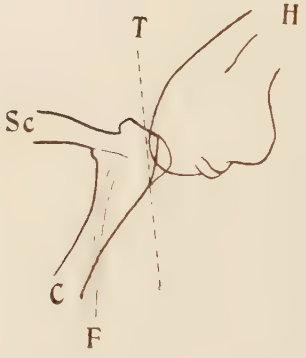
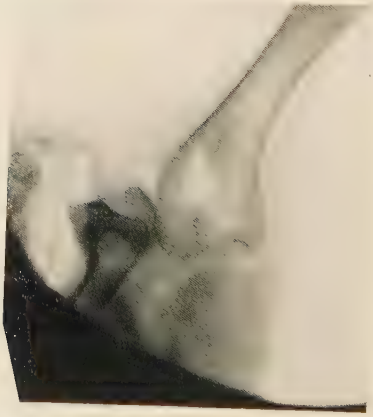


Abb. 11.



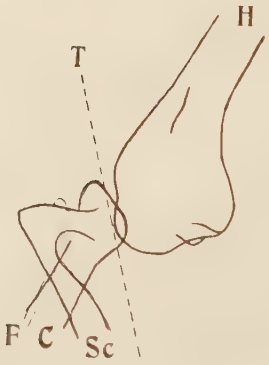


Abb. 9–11. Röntgenaufnahmen des Schultergelenkes. H Humerus, Sc Scapula, C Coracoid, F Furcula, T Tangente an den Humeruskopf. (Taube.)
Abb. 9. Humerus gesenkt. Abb. 10. Humerus erhoben.
Abb. 11. Humerus erhoben, andere Aufnahmeebene.

Scapula kann man die ungefähre Lage des natürlich nicht sichtbaren Lig. cor.-scap. int. rekonstruieren. Die Gelenkfläche des Humerus zeichnet sich mit aller Deutlichkeit ab. Man kann erkennen, daß der Humerus in den beiden Stellungen der zonalen Fläche mit verschiedenen Punkten anliegt, deren Entfernung die Länge der ganzen zonalen Fläche übertrifft. Damit scheiden die Bewegungsmöglichkeiten aus, bei denen die Entfernung der Berührungspunkte auf der zonalen Gelenkfläche gleich groß oder größer sein müßten, also reines Gleiten des Humeruskopfes mit einem unveränderten Punkt seiner Fläche auf der zonalen und reines Rollen, sowie jede aus diesen zusammengesetzte Mischbewegung. Bestimmt findet ein Gleiten des Humeruskopfes in einem unveränderten Punkt der zonalen Fläche statt. Ob gleichzeitig ein Rollen stattfindet, läßt sich durch Tangenten ermitteln, die an der humeralen Fläche durch die mittleren Berührungspunkte gelegt werden. Bei reinem Gleiten müssen diese in beiden Stellungen zum Coracoid die gleiche Lage haben. Die Röntgenbilder zeigen aber eine deutliche Abweichung um einen nicht unbeträchtlichen Winkel. Selbst unter Berücksichtigung der großen Unzulänglichkeit der Aufnahmen, bedingt durch Unschärfe und verschiedene Aufnahmeebenen, bleibt eine geringe, aber deutliche Abweichung der Tangenten bestehen, und es muß auf eine entsprechend geringe, aber deutliche Rollbewegung geschlossen werden. Durch das gleichzeitige Auftreten einer Rollkomponente wird der bei reinem Gleiten unveränderte mittlere Berührungspunkt auf der zonalen Gelenkfläche verschoben; man kann sich aber die beiden Elemente reiner Bewegungsarten nach einander statt gleichzeitig erfolgend denken, worauf dann die obige Definition des reinen Gleitens zutreffen würde. Die Bewegung des Humerus in Richtung seines langen Durchmessers stellt sich also als ein Gleitrollen dar, bei dem der Hauptteil der Bewegung durch Gleiten, ein geringerer durch Rollen aufgebracht wird.

Eine weitere Bewegungsmöglichkeit besteht in der Rotation des Humerus um seine Längsachse. Dabei ist aber Rotation des angelegten und des abduzierten Humerus zu unterscheiden. Denn nur die Rotation des abduzierten Humerus bedingt eine Kreiselung der Gelenkflächen. Es sei der Einfachheit halber gestattet von „echter“ Rotation zu sprechen, wenn die Humerusrotation mit Kreiselung der Gelenkflächen verbunden ist, von „unechter“, wenn sie aus den genannten Elementarbewegungen ableitbar ist, ohne einen dritten Freiheitsgrad zu benötigen.

Der angelegte Humerus kann (unechte) Rotation um seine Längsachse ausführen, ohne daß die beiden bisher betrachteten Elementarbewegungen um eine neue vermehrt werden. Wenn sich nämlich der

Humerus um die eine Achse so weit gedreht hat, daß seine Längsachse mit der anderen Gelenkachse zusammenfällt, so resultiert aus der Drehung um die letztgenannte Achse für den Humerus ausschließlich Längsrotation. Geht die Längsachse des Humerus nicht genau durch den Schnittpunkt der beiden Bewegungsachsen, so gilt das Entsprechende für Parallelstellung, und der Humerus rotiert nicht um seine Längsachse, sondern um eine nahe Parallele, die genannte Gelenkachse. Dieser besondere Fall der Gelenkstellung trifft, wenn auch nicht mathematisch genau, auf den angelegten Humerus zu (Abb. 12). Seine Längsachse fällt dann ungefähr zusammen mit, bzw. steht parallel zu, der Bewegungsachse seines langen Kopfdurchmessers, der gegen die

Abb. 12. „Unechte" Rotation des angelegten Humerus. Rechtes Schultergelenk von vorn. 8 Rotationskomponente des M. pectoralis. (*Accipiter nisus.*)

zonale Fläche in dieser Stellung die gleiche Wölbung besitzt wie bei Abduktion. Bewegungen des angelegten Humerus spielen eine Rolle bei Faltung und Entfaltung des Flügels und beim Aufschlag, namentlich der Kleinvögel. Dabei ist die Tatsache zu beachten, daß die unechte Rotation des angelegten Humerus nicht etwa die Flügelfläche im Sinne einer Aenderung des Anstellwinkels um ihre Vorderkante rotiert, sondern die gleiche Bewegungsweise bedingt wie Auf- und Niederschlag des gestreckten Flügels. Denn der abduzierte Humerus liegt ja nun in der Achse, um die der Auf- und Niederschlag des Flügels erfolgt oder steht zu ihr parallel, und seine Rotation dreht die durch Beugung der distalen Gelenke stark verkleinerte Flügelfläche um dieselbe Achse, um die sich der entfaltete Flügel bewegt. Eine solche Bewegung stellt der von

Demoll beschriebene Aufschlag der Kleinvögel dar, bei denen der Flügel dicht am Körper vorbei aufwärtsgeführt wird. Bei Großvögeln ist diese Bewegung häufig nur in beschränktem Maße ausführbar. Knickung des Humeruskopfes — namentlich bei den *Passeres* — erhöht die Beweglichkeit des angelegten Humerus.

So erklärt sich auch die Stellung des Flügels in der Ruhe, in der er im Gegensatz zur Stellung während des Fluges scheinbar um 90° in die Sagittalebene gedreht ist. Die Ruhelage ist nichts anderes als die Niederschlagsstellung der auf ihr Minimum verkleinerten Flügelfläche. Bei erwachenden Stubenvögeln kann man, wenn sie ihre Glieder strecken, mitunter beobachten, daß sie den zusammengefalteten Flügel aus seiner normalen Ruhelage erheben und dem seitlich stehenden Beobachter die Flügelunterseite zeigen. Das ist in Zeitlupentempo die Aufschlagsbewegung der Kleinvögel, wie sie Demoll beschreibt.

War die Rotation des adduzierten Humerus um seine Längsachse nur ein Sonderfall der sich aus den beiden Elementarachsen des Gelenkes ergebenden Möglichkeiten, so erfordert Rotation des abduzierten, zur Ebene der Elementarachsen senkrecht stehenden Humerus eine dritte Bewegungsachse und bildet einen dritten Freiheitsgrad. Aus ihr resultiert eine Aenderung des Anstellwinkels der Flügelebene zur Flugrichtung. Aber schon die ovale Gestalt des Humeruskopfes deutet darauf hin, daß sie nicht sehr ausgiebig sein kann. Der längliche Humeruskopf liegt eingekeilt zwischen den beiden Lippen der zonalen Gelenkfläche. Dieser Zwischenraum kann bei kräftigem Druck größer werden, da die Verbindung der beiden Lippen nicht knöchern ist. Trotzdem aber ist die Rotationsfreiheit recht beschränkt. (Z. B. Taube 30° maximale Rotation am toten Tier, im Leben sicher noch wesentlich geringer.)

Echte Rotation der Gelenkflächen kann auch bei angelegtem Humerus ausgeführt werden. Aus den aufgeführten Gründen äußert sich diese auf den Humerus als Hebung und Senkung in der Sagittalebene und auf den Flügel als Aenderung des Anstellwinkels. Echte Kreiselung der humeralen Gelenkfläche bedingt also in jeder Stellung des Humerus eine Aenderung des Anstellwinkels der Gelenkfläche, während Bewegung in den beiden genannten Elementarebenen immer Hebung und Senkung des Flügels bzw. Ab- und Adduktion des Humerus bedeuten.

War es auf Grund der Gelenkflächengestalt, namentlich der zonalen, noch möglich, das Schultergelenk als ein umgewandeltes Sattelgelenk zu betrachten, so ist dies bei Kenntnis des Bewegungsablaufes nicht mehr möglich. In einem Sattelgelenk erfolgt die Bewegung zwar auch um zwei senkrecht zu einander stehende Elementarachsen, aber diese

liegen getrennt in je einem der beiden das Gelenk bildenden Knochen und nicht, wie am Schultergelenk des Vogels, nur in einem, nämlich dem Humerus. Ferner fehlt Rotationsfreiheit bei Sattelgelenken völlig. Es bestätigt sich damit die Ansicht Fürbringers, daß nach Konfiguration der Gelenkflächen das Schultergelenk ein Ellipsoid resp. Sattelgelenk zu bilden scheint, sich aber als eine viel höhere Form erweist, die dasselbe leistet wie ein Kugelgelenk. Von diesem unterscheidet es sich nur durch Beimischung einer geringen Rollkomponente in der einen Bewegungsrichtung und durch primäre Beschränkung der Rotationsfreiheit infolge entsprechender Ausbildung der Gelenkflächen (Kopf länglich, Pfanne nach zwei Seiten offen) statt allein durch sekundäre vermittels des Bandapparates. Die Notwendigkeit zur Beschränkung der Rotationsfreiheit scheint geradezu der Grund für die Abweichung von der Form eines Kugelgelenks zu sein. Immerhin steht es diesem näher als jedem anderen Gelenktypus.

C. Bandapparat.

Die Bänder des Schultergelenkes zeigen eine deutliche Anpassung an die Beanspruchung durch den Flügelanschlag. In der älteren Literatur (Tiedemann, Meckel, Bernstein) werden vier Bänder aufgezählt, benannt und beschrieben. Auch Gadow hält sich in der Beschreibung an die älteren Autoren. Es ist aber nicht möglich, diese Angaben mit dem Befund am Material in Uebereinstimmung zu bringen, insbesondere, da die mannigfaltigen Veränderungen des dorsalen Bandsystems nirgends erwähnt werden. Fürbringer bemerkt dazu (Teil I, p. 226, Anm. 3): „Die anderen früheren Untersucher beschreiben in mehr oder minder großer Uebereinstimmung mit einander einige Bänder, die hierher gehören mögen, die ich aber nicht mit Sicherheit den von Jäger und mir gefundenen zu identifizieren vermag." Das gleiche gilt auch für die übrigen Gelenke des Flügels, die Fürbringer leider nicht behandelt. Grundlegend für das Schultergelenk sind die Untersuchungen von Jäger und Fürbringer. Eine eingehende Beschreibung erübrigt sich darum für diese Arbeit, und ich kann mich auf die funktionelle Betrachtung beschränken.

Das Schultergelenk wird umgeben von einer hochgradig differenzierten Synovialkapsel, die für eine sichere Führung der Bewegung, insbesondere der in der Ebene des langen Durchmessers der humeralen Gelenkfläche stattfindenden sorgt. Die Stärke der Kapsel ist in den einzelnen Teilen verschieden und zeigt mitunter Durchbrechungen. Stark ist sie im dorsalen und caudalen Abschnitt. Die im caudalen Abschnitt differenzierten Bänder (Lig. scapulo-humerale post. und Lig.

scap.-hum. laterale) ziehen von der Scapula herüber zum Tuberculum mediale und begrenzen die Abduktion. Auch andere Muskeln als der M. pectoralis verhindern ein übermäßiges Vorziehen des Humerus, so daß nicht allein die Bänder die Aufgabe haben; sie treten in wechselnder Stärke auf.

Ein regelmäßig selbständiges Band, das Lig. intracapsulare coraco-humerale anterius, zieht innerhalb der Kapsel vom Coracoid zum Humerus. Sein Ansatz liegt am Humerus nicht dem Ursprung am Coracoid gegenüber, sondern weiter dorsal (Abb. 13). Es ist daher wirksam bei Supination und Hebung des Oberarmes. Es ergänzt sich mit dem folgenden Band, indem beide neben- oder übereinander am Humerus ansetzen und von dort in divergierender Richtung zum Coracoid ziehen, das Lig. intr. cor.-hum. ant. nach unten, das andere nach oben.

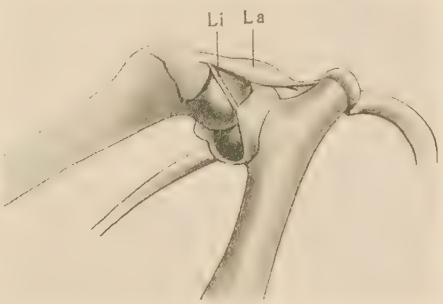


Abb. 13. Rechtes Schultergelenk von vorn mit Lig. acrocoraco-humerale (La) und Lig. intracapsulare coraco-humerale anterius (Li). Der Oberarm supiniert und etwas aus der Pfanne herausgehoben. (*Mergus serrator.*)

Dieses, das Lig. acrocoraco-humerale, ist das weitaus stärkste und wichtigste Band des Schultergelenkes. Es läuft im Gegensatz zum vorigen von oben am Coracoid nach vorn zum Humerus und dient fast ausschließlich zur Begrenzung der Pronation, eine kleinere Komponente hält die Gelenkflächen aufeinander. Wieviel wichtiger die Begrenzung der Pronation ist als die der Supination, zeigt das Stärkeverhältnis der beiden Bänder, das aus der Abb. 13 deutlich hervorgeht. In diesem Band ist die Forderung erfüllt, die sich aus den voranstehenden Erörterungen ergab. Es ist durchaus in der Lage, dem stärksten auf das Schultergelenk wirkenden pronatorischen Druck zu widerstehen und ihn auf den Körper zu übertragen, so daß dieser aus der Senkrechten in die Wagerechte gehoben wird. Seine Wirkung ist in jeder Phase des Flügelschlages gleich stark; in der tiefsten Stellung ergibt sich eine etwas stärkere Spannung, die den Flügel leicht supinatorisch dreht.

Es ist schon vorweggenommen worden, daß der M. pectoralis den ausgebreiteten Flügel proniert, obwohl dies der Luftdruck von selbst

besorgt, und man darum auf antagonistische supinatorische Wirkung schließen müßte. Wohl keiner der entsprechenden Muskeln ist imstande, dieser Pronation des kräftigsten Muskels am Vogelkörper, addiert mit der pronatorischen Wirkung des Luftdrucks entgegenzuwirken. Dafür kommt nur das Lig. acrocoraco-humerale in Betracht. Es ergibt sich aus diesen anatomischen Verhältnissen die für das Verständnis des Vogelfluges wichtige Folgerung, daß der Flügel während des Niederschlages in äußerster Pronationsstellung verharrt. Damit wird den im einleitenden Abschnitt aufgezeigten Bedingungen entsprochen und eine drehsichere Verbindung zwischen Rumpf und Flügel hergestellt. Die an den Flügeln angreifende Hubkraft und die den Körper niederziehende Schwerkraft können sich daher kompensieren, ohne den Anstellwinkel des Flügels relativ zum Körper zu verändern, jedenfalls soweit dies von der Rotationsfreiheit des Schultergelenkes abhängig ist. Wieweit in den anderen Gelenken des Flügels eine Rotation ausgeführt werden kann, wird noch gezeigt werden. Wahrscheinlich ist der Flügel auch beim Segeln im Schultergelenk festgestellt. Es ist jedenfalls für den Vogel die rationellste Art, da dann keine Muskelkraft aufgebracht zu werden braucht, um die pronatorische Wirkung des M. pect. zu kompensieren; denn diese Arbeit wird vom Lig. acroc.-hum. ohne Energieverbrauch geleistet.

Wie können die Flügel gegen den Wind angestellt oder geneigt werden, wenn die Rotation im Schultergelenk so gering oder dieses sogar festgestellt ist? Dadurch, daß der Körper alle Bewegungen mitmacht, d. h. sich vorn senkt, wenn die Flügel proniert werden sollen, sich hinten senkt, wenn die Flügel in Supinationsstellung gebracht werden sollen. Soll der Körper ‹ Flügel angestellt werden, so nimmt der Vogel die Flügel etwas nach vorn, so daß die Verbindungslinie der Druckpunkte vor den Schwerpunkt verlagert wird: der Körper senkt sich hinten und wird zusammen mit den Flügeln supiniert. Die supinatorische Anstellung der Flügel kann auch unabhängig von der Körperstellung durch Muskelarbeit erreicht werden, nicht jedoch die Pronation, da der Flügel sich normalerweise bereits in äußerster Pronationsstellung befindet. Diese letztere Bewegung kann der Vogel nur so ausführen, daß er den ganzen Körper vornüber neigt. Die Köperneigung erreicht er durch Verlagerung der Flügel nach hinten. Die Verbindungslinie zwischen den Druckpunkten liegt dann hinter dem Schwerpunkt, und der Körper kippt nach vorn um. Das ist sehr deutlich an jedem Vogel zu sehen, der mit großer Geschwindigkeit aus der Höhe herabschießt.

Die Rolle des in die Kapsel eingelagerten Os humero-scapulare (= Os humero-capsulare) soll bei der anschließenden Besprechung der betreffenden Muskeln erörtert werden.

D. Muskel des Humerus.

Hierzu Abb. 5, 6, 14—16.

Die Physiologie der den Humerus bewegenden Muskeln ist für viele theoretische Fragen des Vogelfluges von entscheidender Bedeutung. In fast allen Arbeiten über den Vogelflug werden daher auch die

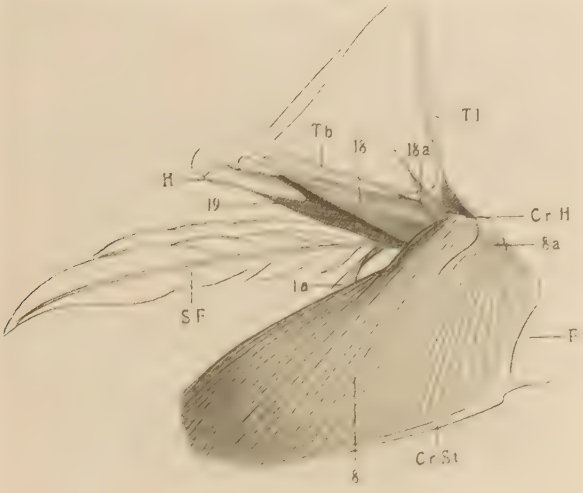


Abb. 14. Muskeln des Oberarms. Oberflächliche Schicht, Ventralansicht. Cr St Crista sterni, F Furcula, H Humerus, Cr H Crista humeri, SF Schulterfittich, Tl Tendo longus, Tb Tendo brevis.
Muskeln: 1a serratus superf. p. metapat., 8 pectoralis, 8a pect. p. propatagialis, 18 biceps brachii, 18a biceps brachii p. propat., 19 triceps brachialis. (*Casarca.*)

wichtigsten zur Betrachtung herangezogen, ohne aber das Muskelsystem als Ganzes zu erfassen. Genauere funktionelle Angaben macht allein Prechtl (1846). So treffend diese teilweise auch sind — es ist bis heute die gründlichste funktionelle Arbeit —, so macht sich doch das Fehlen der umfangreichen flugtheoretischen Literatur mit ihren Fragestellungen bemerkbar, die, wie bereits erwähnt, erst den letzten Jahrzehnten entstammt. In Anbetracht ihrer Bedeutung sollen diese Muskeln hier ausführlicher behandelt werden. Das gründliche Werk von Fürbringer erübrigt auch hier Details der Beschreibung und Vergleichung.

Der mächtigste Muskel der Vorderextremität und zugleich des ganzen Vogels ist bekanntlich der M. pectoralis (8). [Gewicht beider Seiten zu Köpergewicht wie 1 : 3,4 bis 1 : 10,5 nach LEGAL und REICHEL (1882).] Er nimmt seinen Ursprung an der Furcula, an der Membrana sterno-coraco-clavicularis (bei fehlender Furcula entspringen die vorderen Partien ausschließlich von der Membrana, z. B. *Platycercus eximius*), an der Crista sterni und an der caudalen Fläche des Sternums. Am Humerus setzt er hauptsächlich an der Ventralseite der Crista humeri an; ein zweiter Ansatz liegt auf der Ventralseite des Humerus näher am Schultergelenk. Durch den Ansatz an der Crista wird eine kräftige

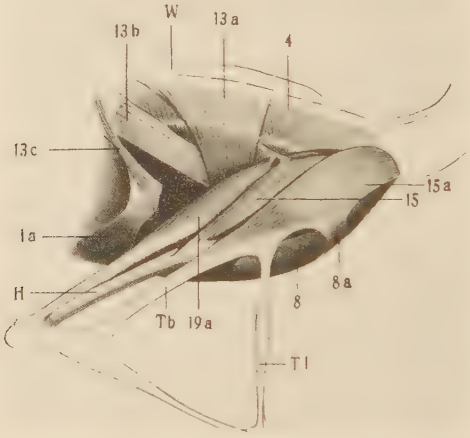


Abb. 15. Muskeln des Rumpfes und des Oberarms. Oberflächliche Schicht, Dorsalansicht.
W Wirbelsäule, H Humerus, Tl Tendo longus, Tb Tendo brevis.
Muskeln: 1a serratus superf. p. propatagialis, 4 rhomboideus superficialis, 8 pectoralis, 8a pectoralis p. propat., 13a latissimus dorsi anterior, 13b lat. d. posterior, 13c lat. d. p. metapatagialis, 15 deltoideus major, 15a delt. maj. p. propat., 19a triceps brachialis p. scapuli-cubitalis. (*Casarca*.)

pronatorische Drehung bewirkt, während der zweite Ansatz infolge seiner Lage nahe bei der Längsachse des Humerus keine wesentliche Rotation hervorrufen kann. PRECHTL meint, der zweite Ansatz hebe die Vorwärtsdrehung nahezu auf. Obwohl man nicht trennen kann, wie groß das den beiden Ansätzen zugehörige Faserverhältnis ist, zeigt doch der Vergleich der beiden Ansatzflächen, daß sich der weitaus größte Teil des Muskels an der Crista anheftet. Selbst bei einwandfreier antagonistischer Supination im zweiten Ansatz könnte die Pronationswirkung der mittleren Muskelresultante nicht aufgehoben

werden. Die bei den meisten Vögeln vorhandene Knickung des Humeruskopfes vergrößert die Entfernung der Crista von der Gelenkachse und damit den Pronationshebel und kann auch dem zweiten Ansatz Pronationswirkung erteilen.

Wenn nun aber, wie festgestellt wurde, Pronation beim Niederschlage schon passiv zustandekommt, so erscheint dieser eigentümliche Ansatz des Pectoralis, durch den gleichfalls Pronation bewirkt wird, höchst überflüssig oder gar unzweckmäßig. Sicher braucht beim Nieder-

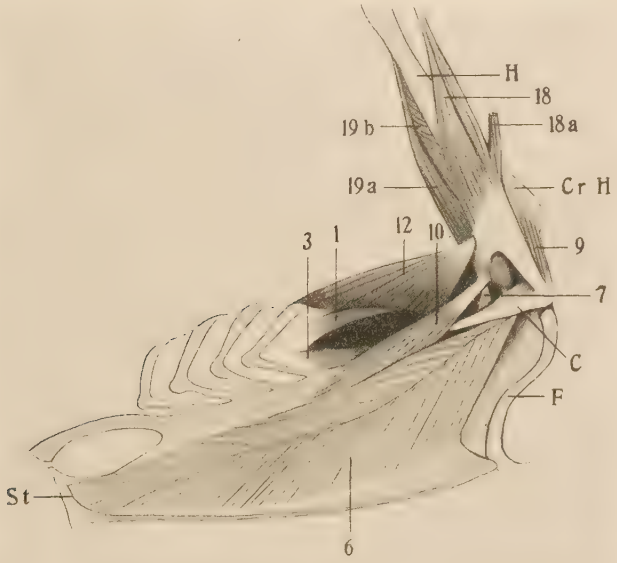


Abb. 16. Muskeln des Rumpfes und des Oberarms. Ventralansicht nach Entfernung des M. pectoralis.
St Sternum, F Furcula, C Coracoid, H Humerus, CrH Crista humeri.
Muskeln: 1 serratus superf., 3 sterno-coracoideus, 6 supracoracoideus, 7 subcoraco-scapularis, 9 coraco-brachialis anterior, 10 coraco-brachialis posterior, 12 scapuli-humeralis posterior, 18 biceps brachii, 18a biceps br. p. propat., 19a triceps brachialis p. scapuli-cubitalis, 19b triceps br. p. humero-cubitalis. (*Casarca.*)

schlag der Flügel nicht noch aktiv gedreht zu werden. Bedeutungsvoll wird diese Insertionsweise erst für Bewegungen, die mit angelegtem Humerus ausgeführt werden. Wie sich aus der Gestalt des Schultergelenkes ergab, wirkt sich die (unechte) Rotation des angelegten Humerus um seine Längsachse auf den Flügel nicht als Drehung um dessen Vorderkante aus, sondern, da Humerus und Vorderkante in diesem Fall senkrecht zu einander stehen, als Bewegung in der Auf- und

Niederschlagsebene, wobei es jetzt gleichgültig ist, wie die Rotation im Schultergelenk zustandekommt. Würde nun der Pectoralis am Humerus genau in der Achse angreifen, so würde er den adduzierten Humerus auch niederziehen, woraus für den Flügel aber, da der Humerus zur Vorderkante senkrecht steht, eine ausschließliche Supination resultieren würde. Der Effekt der Kontraktion des Pectoralis wäre also ganz verschieden, je nachdem der Humerus ab- oder adduziert ist. Durch seine inaxiale Insertion wirkt er auch bei angelegtem Humerus als Niederzieher des Flügels (Abb. 12), da dann Pronation des Humerus gleichbedeutend ist mit Niederschlag des Flügels. Durch Verlagerung der Insertion vor die Längsachse des Humerus und die Rückknickung des Gelenkkopfes wird erreicht, daß der M. pect. bei jeder Stellung des Humerus auf den Flügel die gleiche Wirkung ausübt, nämlich Niederschlag. Wird auch so beim Niederschlag mit abduziertem Humerus auf den Flügel eine starke Pronationswirkung ausgeübt, so ist dies doch nicht nachteilig, da sich der Flügel schon passiv in Pronationsstellung befindet und auch das Schultergelenk ausreichend gegen Pronation gesichert ist.

Bei anliegendem Humerus wirkt der Pectoralis auf diesen ferner mit einer niederziehenden Komponente. Diese Bewegung hatten wir als echte Kreiselung der humeralen Gelenkfläche kennen gelernt, die eine Aenderung des Anstellwinkels der Flügelfläche bedingt. Wird der angelegte Humerus niedergezogen, so wird die Flügelfläche supiniert. Die niederziehende Komponente des Pectoralis bewirkt also bei angelegtem Humerus Supination des Flügels. In der Adduktion des Humerus besteht also eine Möglichkeit, den Flügel mit Hilfe des kräftigsten Muskels — der dabei natürlich seine Niederschlagswirkung behält — zu supinieren, eine Tatsache, die für die Theorie des passiven, hebenden Aufschlages der Großvögel von Wichtigkeit ist.

Flugtheoretisch von ebenfalls großer Bedeutung ist die Richtung der Zugkomponente in der Horizontalebene. Wie schon vielfach erkannt, bildet sie nicht die auf der Mittellinie senkrecht stehende Verbindung zwischen Crista sterni und Humerus, sondern führt schräg von hinten an den Humerus heran. ALIX folgerte daraus die Niederschlagsrichtung von oben vorn nach unten hinten. AHLBORN als einziger erkennt die Notwendigkeit dieses Verlaufs. Seit MAREY wissen wir, daß der distale Flügelteil infolge seiner Verwindung den zur Erreichung der Fluggeschwindigkeit und Ueberwindung des Stirnwiderstandes notwendigen Vortrieb erteilt. (Bei Kleinvögeln ist es nach DEMOLL der ganze Flügel.) Würde der M. pect. den Humerus in der Transversal-

ebene nach unten ziehen, so müßte der Flügel beim Niederschlage nach vorn ausgleiten, und der Vortrieb bliebe für den Vogel ohne Nutzen. Auf den Humerus muß notgedrungen beim Niederschlag gleichzeitig eine ihn nach hinten ziehende Komponente wirken, um den Vortrieb zu kompensieren und auf den Körper zu übertragen. Nur dadurch allein ist es verständlich, daß trotz des Vortriebes der Flügel bei Großvögeln im freien Fluge senkrecht niedergeschlagen wird und der Vortrieb so auf den ganzen Körper wirkt. Der Rückzug des Humerus könnte auch durch andere Muskeln besorgt werden, ist aber im Niederschlagsmuskel selbst enthalten. Diese nach hinten gerichtete mittlere Zugkomponente ist zugleich der anatomische Beweis für die Annahme, der Niederschlag diene der Vortriebserzeugung, also der Gewinnung kinetischer Energie.

Wenn, wie mehrere Autoren annehmen, auch während des Aufschlages der Luftdruck auf den Flügel eine Hubkraft ausübt, kann nur ein Muskel, nämlich der Pectoralis die Hubkraft auf den Körper übertragen. Marey hat eine Kontraktion desselben auch während des Aufschlages feststellen können. Der Hub kommt dadurch zustande, daß der Flügel bei geringer Faltung gegen den Luftstrom supiniert wird, dieser ihn auf der Unterseite trifft und so ein Höhenverlust auf Kosten der Geschwindigkeit vermieden wird. Dabei wird der Flügel nicht mehr nach vorn gezogen, sondern nach hinten gedrückt. Um diesen Druck zu kompensieren und den Flügel in seiner Lage zu halten, muß durch Muskeltätigkeit auf den Humerus ein Zug nach vorn ausgeübt werden. Da der Pectoralis aber eine nach hinten ziehende mittlere Komponente hat, gehörte schon ein sehr kräftiger Muskel dazu, diese nach hinten gerichtete Komponente in eine nach vorn gerichtete zu verwandeln. Ein so kräftiger Muskel fehlt aber. Die einzige Möglichkeit besteht darin, daß die hinteren Fasern des M. pect. sich an der Kontraktion nicht beteiligen. Die mittleren Partien ziehen den Humerus in der Transversalebene nach unten, die vorderen, von der Furcula und ihrem Ligament entspringenden nach vorn. Nur das bedeutende Ueberwiegen der hinteren, zurückziehenden Partien ergibt die rückwärtige Richtung der mittleren Komponente. Bei einer Krähe konnte sofort nach der Tötung durch partielle Reizung des M. pectoralis der Flügel nach vorn, nach unten oder nach hinten bewegt werden, je nachdem vordere, mittlere oder hintere Partien gereizt wurden. Deutlich zeigte sich dabei das Ueberwiegen der rückziehenden Partien, während nur die kleine, vor dem Schultergelenk gelegene Partie einen Vorwärtszug ergab. Die Reizversuche bestätigen zunächst nur die Deutung des

Faserverlaufs, lassen aber die Frage offen, ob auch der Vogel zu einer partiellen Kontraktion des Muskels befähigt ist. R. Fick weist in seiner „Anatomie und Mechanik der Gelenke" darauf hin, daß manche Muskeln in ihren verschiedenen Teilen antagonistische Wirkungen haben können, und daß man die Muskeln der jetzigen anatomischen Nomenklatur nicht als motorische Einheiten betrachten darf. Wörtlich führt er aus: „Hier mag erwähnt werden, daß diese einzelnen „antagonistischen" Teile eines Muskels oft bei gewissen Bewegungen nach einander innerviert werden. So sieht man am großen Brustmuskel bei der Heran- und Herabziehung des horizontal erhobenen Armes die Kontraktionswelle von den oberen zu den unteren Teilen über den Muskel hinweglaufen." Fick nennt also gerade den Pectoralis des Menschen als Beispiel der getrennten Kontraktion antagonistischer Teile. Die gleiche Fähigkeit ist auch dem Vogel zuzuschreiben, und damit ist eine wichtige anatomische Bedingung des hebenden Aufschlages gegeben.

Faserverlauf und Zugrichtung des M. pectoralis stehen in enger Beziehung zur Gestalt des Schultergürtels und des Sternums. Die Entwicklung der Crista sterni als Ansatzfläche für den mächtigen Niederschlagsmuskel ist so allgemein bekannt, daß sie nicht erwähnt zu werden braucht. Auch die eigentümliche Krümmung der Furcula ist zur Konfiguration des M. pect. in Beziehung zu setzen. Die von den oberen Teilen der Furcula entspringenden Fasern sind es, die den Humerus nach vorn ziehen. Diese Zugrichtung ist nur dann möglich, wenn entweder ihre Insertion am Humerus durch Erhöhung der Crista bzw. durch Rückknickung des Humeruskopfes oder ihr Ursprung durch Verwölbung der Furcula vor das Schultergelenk verlagert ist. Nach der bisherigen Ansicht diente die Krümmung der Furcula in der Sagittalebene dazu, auch in dieser Ebene eine Federung zu erzielen. Dagegen spricht aber, daß die Furcula mit dem Sternum nur ligamentös verbunden ist, die Federung also viel eher dort als in dem weit weniger biegsamen Knochen stattfinden würde. Ferner ist die Furcula in der Regel so abgeplattet, daß sie gerade in der Sagittalebene den größten Durchmesser aufweist und daher in dieser Ebene die geringste Elastizität besitzt. Es muß daher die Notwendigkeit, den Ursprung der Muskelfasern nach vorn zu verlagern, um die entsprechende Zugrichtung zu erzielen, als Ursache für die eigentümliche Furculakrümmung angesehen werden.

Muskeln, deren Hauptfunktion Hebung des Oberarms ist, gibt es drei, M. supracoracoideus, M. deltoideus major und M. deltoideus minor. Der M. supracoracoideus (6) liegt unter dem M. pect.

verborgen. Er entspringt doppelt gefiedert vom Sternum (dessen Crista und Bauchfläche) und von der Membrana sterno-coraco-clav., einzelne Fasern auch vom Coracoid und der Spina sterni. Im Sternum ist seiner Größe entsprechend eine Vertiefung ausgespart, so daß seine Oberseite zusammen mit den von ihm nicht bedeckten Teilen des Sternums eine einheitliche Fläche bildet, der der M. pect. aufliegt. Die Sehne tritt durch das Foramen triosseum und heftet sich auf der Dorsalseite des Humerus an, teils mehr in deren Mitte, teils weiter vorn, am proximalen Ende der Crista humeri. Ueber dem Schultergelenk gleitet die Sehne in einer Scheide, die bei verschiedener Gelenkstellung für die Erhaltung des Richtungsverlaufs sorgt; eine genaue vergleichende Beschreibung gibt Jäger. Die Funktion des Muskels ist bei abduziertem Humerus fast ausschließlich Hebung des Armes, die mitunter mit einer kleinen vorziehenden Komponente gekoppelt sein kann, bei den Kolibris stark zurückziehend. Bei angelegtem Humerus bewirkt er unechte Rotation, die aber, wie bereits näher ausgeführt, bei dieser Stellung ebenfalls Aufschlagsbewegung des Flügels bedingt. Prechtl sah in der ventralen Lage verschiedene Vorteile, von denen aber nur die Schwerpunktsbeeinflussung anerkannt werden kann (Verlagerung auf die Ventralseite gleich Senkung des Schwerpunktes, damit Erhöhung der Gleichgewichtsstabilität). Völlig unmöglich ist aber, daß die Verlagerung des Flügelhebers [M. supracoracoideus (6, Abb. 16 u. 6)] auf die Ventralseite den Körper heben könnte, wie Prechtl angibt. Infolge der Verlagerung auf die Ventralseite muß die Sehne über das Coracoid laufen (durch das Foramen triosseum), um die hebende Wirkung auf den Flügel noch ausüben zu können. Zwischen dem Ursprung des Muskels an der Crista sterni und dem Foramen triosseum kann aus der Muskelkontraktion keine Hebung des Körpers resultieren, da beide Punkte an demselben Schenkel der Bewegung liegen. Für die Wirkung auf den Körper oder den Flügel kommt allein der zwischen Foramen triosseum und Humerus gelegene Teil der Sehne in Betracht, der andere Teil kann höchstens auf die Stellung der Coracoide zum Sternum Einfluß haben.

Der M. deltoideus minor (16) entspringt im Foramen triosseum und hat die gleiche oder annähernd gleiche Zugrichtung wie der M. suprac. und spielt wegen seiner geringen Größe keine bedeutende Rolle. Prechtl beschreibt den „kleinen deltaförmigen Muskel“ als „Vorzieher des Oberarms“. Aus der Beschreibung der Lage und Funktion geht aber hervor, daß Gadows M. coraco-brachialis anterior gemeint ist. Den M. delt. min. erwähnt Prechtl nicht.

Der M. deltoideus major (15) entspringt von den Teilen der Scapula und Furcula, die über dem Schultergelenk liegen, und, wenn vorhanden, vom Os humero-scapulare. Er heftet sich am Humerus auf der Dorsalseite der Crista humeri an und in wechselndem Maße auf der Dorsalseite des Humerus distal der Crista. Das Os humero-scapulare, auch Os h.-capsulare genannt, dient zur Erhaltung der Zugrichtung. JÄGER (1857) entdeckte, daß es immer dort gut ausgebildet ist, wo der Humeruskopf stark geknickt ist. Nach seiner Deutung würden die an der Crista hum. ansetzenden Fasern unter einem zu spitzen Winkel auf den Knochen treffen. Die Erhaltung der Zugrichtung erscheint mir wichtiger; denn würde der Muskel bei stark geknicktem Humeruskopf

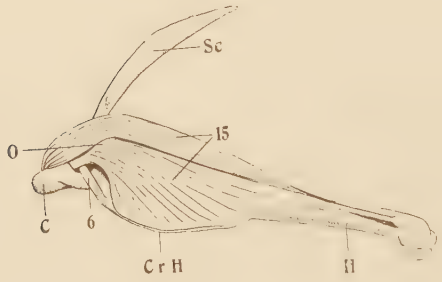


Abb. 17.

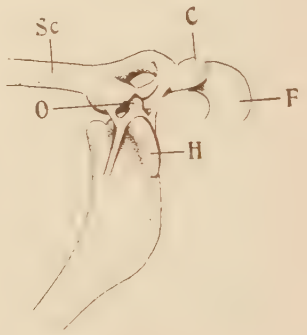


Abb. 18.

Abb. 17. Bedeutung des Os humero-scapulare O für die Zugrichtung des M. deltoideus major (15). C Coracoid, Sc Scapula, H Humerus, Cr H Crista humeri, 6 Sehne des M. supracoracoideus. Linker Flügel. (*Corvus corax.*)

Abb. 18. Befestigung des Os humero-scapulare (O) auf dem Humeruskopf (H). F Furcula, Sc Scapula, C Coracoid. Rechter Flügel. (*Accipiter nisus.*)

geradewegs vom Coracoid zur Crista laufen, so würde er vor das Schultergelenk zu liegen kommen und einen Zug nach vorn ausüben. Es würde also von der Stellung des Humerus abhängig sein, ob der Muskel ihn nach vorn oder nach hinten zieht. So aber ist immer ein gleichbleibend rückwärts gerichteter Zug gewährleistet (Abb. 17). Das Os h.-sc. (Abb. 18) sitzt wie ein Reiter auf dem Humeruskopf, an jeder Seite durch Ligamente befestigt, die so lang sind, daß es in dessen Längsrichtung gleiten kann, in der Richtung des kleinen Radius aber fixiert ist. Weitere Bänder führen zur Scapula und zum Coracoid. So wird die Stellung des Os h.-sc. bei Bewegungen des Humerus in der Ebene des kleinsten Gelenkkopfquerschnittes zum Humerus konstant bleiben, bei Bewegung in der Ebene des größten Querschnittes zum Schultergürtel.

Der vom Schultergürtel entspringende Teil des M. delt. major erfährt ebenfalls eine Ablenkung durch das Os h.-sc., indem er caudal um dieses herumführt. Bei fehlendem oder schwach ausgebildetem Sesambein ist durch eine andere Einrichtung für Erhaltung der Rückzugskomponente gesorgt. Ein von der Scapula entspringendes Band führt von caudal an den M. delt. major und den M. triceps brachialis p. scapuli-cubitalis (19a) und hält beide zurück, wenn der Humerus nach vorn genommen wird (Abb. 15).

In seiner Wirkungsweise zeigt der M. delt. major viele Konvergenzen mit seinem Antagonisten, dem M. pectoralis. Das prägt sich schon in seinem Ansatz auf der Dorsalseite der Crista humeri aus, auf deren Ventralseite sich der M. pect. inseriert. Seine Hauptfunktion ist Hebung des Flügels. Bezüglich der Bewegungstendenz, die er zu diesem Zweck dem Humerus zu erteilen hat, sind ebenfalls die Verschiedenheiten zu berücksichtigen, die sich in der Bewegungsweise des Humerus ergeben, je nachdem ob er beim Auf- und Niederschlag angelegt oder abduziert ist, wie es bereits für den M. pect. erörtert wurde. Wie dieser bewirkt der M. delt. major infolge seiner inaxialen Insertion Rotation – hier Supination — des abduzierten Humerus, die ihn aber gerade befähigt, die gleiche Bewegung der Flügel bei angelegtem Humerus zu erzeugen, nämlich Hebung. Wichtig ist dies namentlich für die in diesem Zusammenhang schon mehrfach erwähnten Kleinvögel, deren Aufschlag aktiv und mit angelegtem Humerus erfolgt. Die Rückkomponente wird dann eine besondere Bedeutung gewinnen, wenn der Aufschlag zur Erzeugung von Hubkraft verwendet wird (Rütteln) und der Luftdruck den Flügel vorzuziehen strebt, entsprechend der Bedeutung der mittleren Zugrichtung des M. pectoralis.

Bei der vergleichenden Myologie wird häufig als Heber des Armes allein der M. suprac. berücksichtigt. Wie aus der Funktion hervorgeht, muß jedoch der M. delt. major dazugerechnet werden, da sich sonst eine große Fehlerquelle ergibt. Das Verhältnis beider ist sehr inkonstant; in der Regel überwiegt der M. suprac. beträchtlich, jedoch ist vielfach der M. delt. major ebenso groß oder gar größer. (Gewichtsverhältnis von suprac.: delt. m. bei *Ciconia ciconia* 1 : 0,57, bei *Larus fuscus* 1 : 0,32, *Corvus cornix* 1 : 1,1, *Accipiter nisus* 1 : 1,2.) Wie wichtig die gleichzeitige Berücksichtigung beider Muskeln ist, zeigte die beiderseitige Durchtrennung der Sehne des M. supracoracoideus bei zwei verschiedenen Vogelarten, deren Ergebnis auch für manche flugtheoretische Frage von großer Bedeutung ist.

Meine ersten Experimente an lebenden Vögeln nahm ich an Nebelkrähen vor. Krähen sind im allgemeinen zu experimentellen Flugversuchen sehr geeignet, da sie von Natur aus bei kurzer Gefangenschaft viel scheuer sind als Tauben und die bei Experimenten häufig auftretenden „psychischen Hemmungen" durch ihre Scheu völlig überwunden werden. Die beiderseitige Durchtrennung der Sehne des M. supracoracoideus übte auf die Flugfähigkeit nicht den geringsten Einfluß aus. Meine Krähe war in der Lage, in eine Ecke des Versuchsraumes gedrängt, mit einer Steigung von mindestens 60° abzufliegen, um über meinen Kopf hinweg zum anderen Ende des langen Raumes zu entweichen. Das Experiment zeigt also, daß M. suprac. und M. delt. major annähernd gleiche Funktion haben und bei gleich starker Ausbildung sich wechselseitig vertreten können, wenn einer von ihnen außer Tätigkeit gesetzt wird. Erwähnt sei dazu noch, daß auch eine einseitige Entfernung des M. delt. major ohne Beschädigung des M. suprac. bei einer Krähe keine Beeinträchtigung des Flugvermögens ergab. Interessant ist ferner, daß die Hälfte der normalen Muskelkraft ausreicht, um für kurze Zeit die volle Leistung zu erzielen.

COUVREUR und CHAPEAUX, die den gleichen Versuch an einer Taube vornahmen, sind zu ganz anderen Ergebnissen gekommen. Da aber bei Tauben der M. delt. major nur etwa ein Viertel des M. suprac. beträgt (M. suprac.: M. delt. major + p. propat. = 1 : 0,22), waren auch andere Folgen zu erwarten. Ich mußte darum den Versuch an einer Taube wiederholen. Unter Verwendung anderer Methoden gelangte ich zu ganz anderen Ergebnissen als COUVREUR und CHAPEAUX und habe daher näher auf die experimentellen Details einzugehen.

Der fleischige Teil des M. suprac. liegt bekanntlich (Abb. 16) unter dem M. pectoralis verborgen. Seine Sehne tritt durch das Foramen triosseum auf die Dorsalseite des Humerus über, um sich an ihm in einiger Entfernung vom Schultergelenk anzuheften. Es bieten sich daher zwei Wege, um an die Sehne heranzukommen, entweder von ventral an den vor dem Foramen triosseum gelegenen Teil oder dorsal an den dahinter gelegenen. COUVREUR und CHAPEAUX wählten den ersten Weg und mußten daher durch den M. pectoralis gehen. Nach ihrer Angabe haben sie den Muskel in der Längsrichtung seiner Fasern gespalten. Da aber die Fasern der einzelnen Schichten divergierende Richtung haben, ist es unmöglich, alle in der Längsrichtung zu treffen. Sie müssen also notgedrungen einen großen Teil der Fasern schräg durchtrennt haben. Das Ergebnis war völlige Flugunfähigkeit. Selbst aus gewisser Höhe herabfallend, konnte das Versuchstier sich nicht vor

dem Erdboden abfangen. „L'animal, perché sur le doigt, a les ailes pendantes et il lui est absolument impossible de prendre son essor: effet d'ailleurs escompté puisque cet acte nécessite une élévation préalable de l'aile. Mais si, se plaçant à une certaine hauteur et tenant les ailes de l'oiseau écartées, on le lâche ou le projette en avant dans l'air, il tombe lourdement sur le sol, en piquant la tête en avant" (p. 1161).

Gegen die von Couvreur und Chapeaux verwendeten Methoden ist einzuwenden, daß erstens, um den gewünschten Muskel außer Funktion zu setzen, sein einziger Antagonist, der M. pectoralis, zugleich der Hauptflugmuskel, verletzt werden muß, zweitens die Wunde recht groß ist (2—3 cm langer Muskelschnitt). Schon vor Kenntnis dieses Versuchs wählte ich an einer Krähe zur Operation die Dorsalseite. Bei der Krähe liegen die Verhältnisse besonders günstig, da die Sehne ziemlich nahe der Vorderkante am Humerus ansetzt und nur von dem kleinen M. delt. minor bedeckt wird. Bei Tauben dagegen ist die Sehne völlig vom M. delt. major p. propatagialis verdeckt. Da aber die Fasern auch in der Tiefe mit den oberflächlichen parallel laufen, konnte die Sehne ohne zu starke Veletzung des Muskels erreicht werden (1 cm langer Muskelschnitt). Die Sehne wurde nahe ihrem Insertionspunkt am Humerus durchtrennt und glitt — infolge des Muskeltonus — in das Foramen triosseum hinein. Schon nach wenigen Tagen war der nur etwa 2 cm lange Hautschnitt völlig verheilt. Gegenüber der von Couvreur und Chapeaux verwendeten Methode wurden die genannten Nachteile vermieden, indem ausschließlich der zweite Heber des Armes, ja nur dessen P. propatagialis verletzt wurde, und die Wunde für die Konstitution eines Vogels äußerst minimal war.

Der erste Versuch wurde nach völliger Heilung in der Weise vorgenommen, daß ich die Taube aus etwa 1,5 m Höhe fallen ließ. Sie flatterte fast senkrecht zu Boden und kippte kurz vor dem Auftreffen auf den Rücken. Ich glaube dies dahin deuten zu können, daß sie in alter Gewohnheit kurz vor dem Erdboden zum Abfangen eine Rüttelphase (nach der Lorenz'schen Definition des „Platzrüttelns") einlegen wollte, sich wohl durch entsprechenden Niederschlag den Schwung zur Aufrichtung des Körpers gab, dann aber infolge Fehlens des M. suprac. den aktiven Rück-(Auf-)schlag nicht ausführen konnte und durch den Schwung des Niederschlages auf den Rücken geworfen wurde. Dieser Versuch wurde, um das Tier an das Fehlen des Muskels zu gewöhnen, fast täglich wiederholt. Die Sicherheit nahm bald zu, doch suchte sie immer möglichst schnell den Boden zu gewinnen, fiel aber niemals mehr

auf den Rücken. Da es nicht zu unterscheiden war, ob das Tier in horizontaler Richtung nicht fliegen wollte oder nicht fliegen konnte, mußte in ihm der „Wunsch" zum Horizontalflug geweckt werden. Das Wunschobjekt meiner Taube war ihr Käfig, wie sie durch verstärkte Befreiungsversuche bekundete, sobald sie seiner ansichtig wurde. Mit Hilfe dieses Lockmittels überwand sie bald spielend eine Entfernung von etwas über 2 m in horizontaler Richtung. Größere Entfernungen gestattete der zur Verfügung stehende Raum nicht, doch war aus der Leichtigkeit, mit der diese kurze Strecke überwunden wurde, zu entnehmen, daß sie auch weitere Entfernungen würde zurücklegen können.

Darum warf ich sie schließlich in einen weiten, allseitig von hohen Hauswänden umgebenen Hof des Zoologischen Museums aus einem Fenster des zweiten Stockes. Auch hier machten sich zunächst psychische Hemmungen bemerkbar, indem sie zweimal sofort an das Fenster zurückkehrte. Dann aber flog sie in schräger Richtung zum nächsten Stockwerk hinauf und schließlich mit großer Schleife auf das noch zwei Stockwerke höhere Dach. Die Fähigkeit zum freien Flug dürfte damit einwandfrei erbracht sein.

Das einzige, was die Taube in den Wochen der Gefangenschaft nicht gelernt hatte, war das Abfliegen vom ebenen Boden. An Versuchen ließ sie es nicht fehlen, doch immer ohne Erfolg. Trotz kräftigen Flügelschlagens konnte sie sich nicht erheben, um ihren 85 cm hoch stehenden Käfig zu erreichen, wobei deutlich zu erkennen war, daß die Schwierigkeiten im Aufschlag lagen. Wurde sie gescheucht, versuchte sie ausschließlich durch Laufen zu entkommen. Eine kleine erhöhte Stellung genügte, um in horizontaler Richtung abfliegen zu können.

Groebbels und Demoll sahen in dem Versuch von Couvreur und Chapeaux einen wichtigen Beweis dafür, daß auch im freien Fluge der Aufschlag aktiv erfolge. Lorenz aber ließ sich in seinen Ansichten nicht beirren und bemerkte, „man müßte versuchen, eine solche operierte Taube von einem sehr hoch gelegenen Punkt abfliegen zu lassen. Nur dann hat sie die psychische Möglichkeit, durch Sichfallenlassen die zum Gleitrudern nötige Geschwindigkeit ohne Rütteln zu erreichen, also ohne vorhergehendes Rütteln gleitrudernd abzufliegen". Der Versuch übertrifft die Voraussage Lorenz' bei weitem; der Vogel brauchte nicht einmal seine potentielle Energie auszunützen, sondern konnte von dem erhöhten Stand horizontal abfliegen und — im Freien — nach Erreichung einer gewissen Geschwindigkeit seine Flugbahn schräg aufwärts richten.

Die einzig deutlich erkennbare Flugstörung der Versuchstaube war, wie bemerkt, die Unfähigkeit zum Abfliegen vom Erdboden und zum steilen Anfliegen bei geringer Progressivbewegung. Da allein das Fehlen des Zuges des M. supracoracoideus die Ursache sein kann, muß geschlossen werden, daß Tauben, um vom Boden abzufliegen oder ohne Verwendung einer solcher Energie steil anzufliegen, einen aktiven Aufschlag ausführen. Die Fähigkeit zur aktiven Hebung des Flügels war nicht genommen, da die Funktion des M. delt. major — andere fallen wegen zu geringer Größe nicht ins Gewicht — belassen wurde. Der verbleibende Heber war aber nicht imstande, einen starken Aufschlagwiderstand zu überwinden. Aus dem Vergleich mit dem völlig anderen Verhalten der in derselben Weise operierten Krähe, bei der aber infolge anderer Kräfteverteilung der Muskulatur die Kraft der Aufschlagmuskulatur nur um weniger als die Hälfte verringert wurde, glaube ich schließen zu dürfen, daß zum steilen Anfliegen der Großvögel in unbewegter Luft auch der Aufschlag zur Hebung verwendet wird, wie Lorenz es unter Begriff „Platzrütteln“ darstellt.

Da der von Couvreur und Chapeaux durchgeführte Versuch immer als letztes Argument für den aktiven Aufschlag im freien Flug angeführt wird, ist dieses neue Ergebnis für die Theorie des Aufschlages sehr wichtig, worauf aber im Rahmen dieser Arbeit nicht eingegangen werden kann.

Der Vergleich der beiden Versuchstiere zeigt ferner, wie unrichtig es ist, den M. supracoracoideus als den alleinigen Repräsentanten der Aufschlagsmuskulatur zu betrachten.

Der M. coraco-brachialis anterior (9) ist der einzige, der den Humerus ausschließlich nach vorn zieht. Er entspringt von dem vor dem Schultergelenk gelegenen Teil des Coracoids und heftet sich an der vorderen Kante des Humerus an, proximal der Ansatzfläche des M. pectoralis, und ist meist stark sehnig. Obwohl er als Vorzieher des Oberarms der einzige Muskel mit dieser Funktion ist, übertrifft er an Gewicht nur wenig den M. delt. minor und ist mit einer der schwächsten Muskeln des Oberarms. Diesen, einen vorziehenden Muskel stehen sämtliche übrigen, noch zu besprechenden Muskeln mit mehr oder weniger starker Rückzugkomponente gegenüber.

Von der Außenfläche der Scapula entspringen zwei Muskeln, M. scapul-humeralis anterior (11) und M. scap.-hum. posterior (12). Von nur geringer Größe und Bedeutung — mitunter nur ein dünner Muskelfaden — ist der vordere. Sein Ursprung liegt dicht unter der scapularen Gelenkkuppe, seine Insertion am Tuberculum

mediale humeri. Er zieht den Arm rückwärts bei gleichzeitiger Hebung ohne Rotationswirkung. Der hintere stellt einen weit mächtigeren Muskel dar, der von der ganzen Außenfläche der Scapula entspringt und ebenfalls am Tub. mediale ansetzt, aber weiter ventral als der vordere, und der darum eine andere Funktion hat: Ebenfalls Rückzug und geringe Hebung, daneben starke Pronation. Vermöge seiner Stärke — durchschnittlich $^1/_2$ so schwer wie M. suprac. — kann er den Humerus zurückhalten, wenn bei starkem Vortrieb während des Niederschlages die hinteren Partien des M. pect. dies nicht bewältigen können. In stärkerem Maße wird er wohl beim aktiven, Hubkraft erzeugenden Aufschlag beansprucht werden. Dem dabei ebenso wie beim Niederschlag entstehenden starken Vorwärtszug entspricht bereits der M. delt. major mit seiner Rückkomponente, die aber bei starker Beanspruchung keineswegs ausreichen kann. Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß bei Vergleichung von Auf- und Niederschlagsmuskulatur zum M. suprac. der M. delt. major zuzurechnen ist. Ebenso muß aber auch noch der M. scap.-hum. posterior in die Summe der Aufschlagsmuskeln einbezogen werden, da die drei Muskeln sich in die notwendigen Funktionen teilen, die beim M. pect. in einem Muskel vereinigt sind. Seine Pronationswirkung steht in Beziehung zum Bandapparat des Schultergelenkes, das gegen Pronation gut gesichert ist, entsprechend starker Einrichtungen für Supination aber entbehrt. Dafür fungiert der M. scap.-hum. post. als variabler Antagonist bei passiver Supination.

Der einzige Muskel mit Supination des Humerus als Hauptfunktion ist der M. coraco-brachialis posterior (10), wie schon Prechtl erkannte; nur eine kleine Komponente wirkt zurückziehend. Sein Ursprung liegt auf der Außenfläche des Coracoids und greift weit auf das Sternum über, den M. sterno-coracoideus bedeckend, den M. suprac. lateral begrenzend. Er inseriert sich am Tub. mediale des Humerus, seine Größe schwankt zwischen $^1/_3$ und $^1/_2$ derer des M. scap.-hum. post.

Ebenfalls am Tuberculum mediale heftet sich der M. subcoraco-scapularis (7) an. Er entspringt von den Innenflächen des Coracoids und der Scapula und wird darum häufig in M. subcoracoideus und M. subscapularis aufgeteilt (Gadow); beide Teile vereinigen sich aber vor der Insertion und laufen in eine gemeinsame kurze Sehne aus. Werden beide Teile gleichzeitig kontrahiert, so wird das Tub. med. in den Winkel zwischen Scapula und Coracoid hineingezogen, und der Humerus an kurzem Hebel gegen den Körper eingeschlagen. Ein Teil allein muß den Humerus gleichzeitig rotieren, der coracoidale supinieren,

der scapulare, der meist stark überwiegt, pronieren. Seine Gesamtgröße entspricht etwa der des M. coraco-brach. post.

Große Verwirrung herrscht bezüglich der Funktion des M. latissimus dorsi (13). Er entspringt von der Wirbelsäule getrennt in einem vorderen (13a) und einem hinteren (13b) Teil. Der vordere heftet sich am Humerus distal vom hinteren an, und beide Teile überkreuzen sich nahe ihrer Insertion. Prechtl sieht in ihm einen der Muskel, die den Körper im Fluge wagerecht halten sollen. Der Muskel kann diese Funktion aber nicht erfüllen, da er vom Rücken her zum Oberarm führt und schon beim wagerecht gehaltenen Flügel den Körper gerade abwärts ziehen müßte. Nur wenn sich der Flügel beträchtlich über die Wagerechte erhebt, kann er den Körper heben; während der anderen Zeit müßte der Körper herabsinken. Aber auch ganz allgemein ist der Muskel viel zu schwach, um dazu befähigt zu sein, auf den

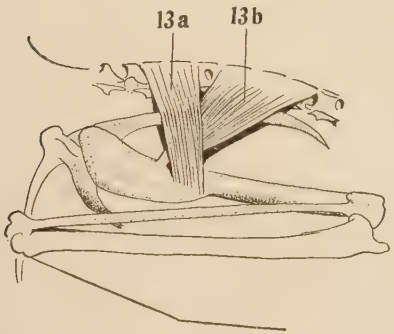


Abb. 19. M. latissimus dorsi als Heber des Armes in der Ruhestellung. 13a M. lat. d. anterior, 13b M. lat. d. posterior. Linker Flügel. (*Corvus.*)

Körper einen wirksamen Zug nach oben auszuüben. Gadow zitiert Prechtl wörtlich, erwähnt aber auch Tiedemann, der richtiger schließt, daß der Muskel den Oberarm gegen das Schulterblatt ein- und rückwärts zieht und den ausgestreckten Flügel zusammenlegt. Von allen Muskeln, die den Humerus bewegen, setzt der M. lat. dorsi am weitesten vom Schultergelenk entfernt an und wirkt mit dem längsten Hebel. Er ist also weniger zur schnellen Bewegung des Humerus als vielmehr für Dauerleistungen befähigt, worauf auch seine starke Durchsetzung mit sehnigen Fasern hinweist. Daher fällt ihm die Aufgabe zu, den Oberarm in der Ruhelage hochgezogen zu halten (Abb. 19). Daß diese Funktion überhaupt von Muskeln erfüllt wird, erkennt man an kranken Tieren, welche die Flügel herabhängen lassen. Eine Krähe, der an der Wirbelsäule die dort ausschließlich sehnigen Teile des Muskels einseitig durchtrennt worden waren, ließ diesen Flügel hängen, während der andere in normaler Stellung verblieb. Da die Verletzung dicht an der Wirbel-

säule lag und keiner der übrigen Muskeln davon betroffen war und auch die fleischigen Teile dieses Muskels unverletzt blieben, kann nur das Fehlen seiner Zugwirkung die Ursache des Flügelhängens gewesen sein. Der Vogel war fähig, den Flügel hochzuheben — so bei Beunruhigung —, indem er andere Muskeln zu Hilfe nahm (M. scap.-hum. post. und M. subcoracoscap.), nach kurzer Zeit sank der Flügel aber unfehlbar herab. Alle anderen Muskeln sind eben auf Grund ihrer Struktur und ihres kurzen Hebelarmes nicht zu Dauerleistungen befähigt.

Als hintere Flughaut oder Metapatagium bezeichnet man eine Hautfalte, die den Winkel zwischen Oberarm und Körper ausfüllt. Während die vordere Flughaut, das Propatagium, zur Flugflächenvergrößerung dient, hat das Metapatagium allein die Aufgabe, dem Schulterfittich eine breite Unterlage zu schaffen. Der Schulterfittich verlängert die Fläche der Hand- und Armschwingen bis an den Körper und verhindert das Entweichen der Luft zwischen Flügel und Körper. Da er als der dem Körper nächstliegende Flügelteil an der Auf- und Niederschlagsbewegung den geringsten Anteil hat, trifft ihn im Fluge ein gleichmäßiger Luftstrom ausschließlich auf seiner Unterseite. Obwohl so an ihn keine besonderen Anforderungen gestellt werden, können seine Spulen an der Muskulatur des Oberarms, der sie aufliegen, keinen genügenden Halt finden. Der durch straffes Bindegewebe verstärkte Rand des Metapatagiums bildet darum einen zweiten Stützpunkt. Die Spannung dieser Hautfalte erfolgt passiv schon bei Abduktion des Oberarmes, aktiv durch die Mm. metapatagiales (14), gebildet aus den Partes metapatagiales des M. serratus superfic. (1a) und des M. lat. dorsi (13c). Von geringer Bedeutung ist der M. lat. dors. p. metap., da er meist überhaupt fehlt und, wenn vorhanden, im Gewicht nur $^1/_5$ bis $^1/_{10}$ des M. serr. sup. p. metap. beträgt. Dieser ist auch durch seine Zugrichtung begünstigt, indem er, von der Ventralseite des Körpers kommend, nicht nur das Metapatagium spannt und sekundär den Schulterfittich festigt, sondern auch direkt einen Niederzug auf denselben ausübt. Beide Muskeln laufen an die Spulen des Schulterfittichs heran und enden dort. Eine Sehne zum Ellenbogengelenk konnte ich nirgends beobachten. Bei *Cygnus olor* läuft ein schwaches elastisches Band vom Schulterfittich zum Ellenbogengelenk, das aber keine direkte Fortsetzung der Mm. metapatagiales bildet.

III. Unterarm.

A. Funktionelle Gesichtspunkte.

Ellenbogen- und Handgelenk gewinnen besonderes Interesse durch die gegenseitige Koppelung ihrer Bewegungen, eine Eigenschaft, die nur den Vögeln eigentümlich ist. Sie findet sich bei allen flugfähigen Arten und dokumentiert die auffallende Einheitlichkeit im Bauplan der Vorderextremität. An jedem lebenden oder frisch toten Vogel kann man sich davon überzeugen, daß eine Streckung des Unterarms zwangsläufig die Streckung der Hand bewirkt. Sowohl die Tatsache als auch der ursächliche Zusammenhang mit einer Längsverschiebung von Radius und Ulna sind seit langem bekannt, und bereits Carl Bergmann (1839) beschäftigte sich eingehend mit dem Zustandekommen des Streckmechanismus. Später gab Thilo (1915) eine stark schematisierte Darstellung, die sich im wesentlichen mit der von Bergmann deckt. Trotzdem kann ich mich nicht mit einer kurzen Zitierung Bergmanns begnügen, da ich bei meinen Untersuchungen ein anderes Prinzip als Ursache für die Knochenverschiebung gefunden habe als die genannten Autoren und eine kinematische Darstellung dieses wie aller anderen Gelenke der Vorderextremität völlig fehlt.

Wie das Schultergelenk ist auch das Ellenbogengelenk auf Rotation zu untersuchen, da die eigentliche Flügelfläche erst mit den Schwungfedern des Unterarmes beginnt und aktive oder passive Rotation die Neigung der ganzen Flügelfläche beeinflussen würde. Aus dem gleichen Grunde wirkt sich auch die pronatorische Komponente des Luftdrucks in der Höhe des Ellenbogengelenkes mit derselben Intensität aus, aber vermindert dadurch, daß selbst bei voller Streckung Ober- und Unterarm immer noch einen stumpfen Winkel bilden, das Ellenbogengelenk näher an die Druckpunkt- Schwerpunktebene zu liegen kommt und der Drehungshebel dadurch verkleinert wird, ja bei unvollständiger Streckung aufgehoben oder gar in eine supinatorische Komponente umgewandelt werden kann. Die rotatorische Beanspruchung ist also etwas geringer, aber in ihrer Richtung inkonstant.

B. Ellenbogengelenk.

Die beiden Unterarmknochen, Radius und Ulna, artikulieren sowohl mit dem Humerus als miteinander. Die Gestalt der Gelenkflächen ist so eigentümlich, daß die Bewegungsweise sich nicht ohne weiteres erkennen läßt und manche Fehldeutung entstand. Der Humerus liefert zwei Höcker, einen medialen und einen lateralen — so bezeichnet

nach ihrer Stellung bei angelegtem Flügel , von denen der mediale eine kugelige Gestalt besitzt, während der laterale proximalwärts verlängert ist und einen deutlichen First bildet, der gegen die Humerusachse schräggestellt ist, das proximale Ende medial verschoben (Abb. 20a). Dieser lateralen Gelenkfläche schmiegt sich der Radius mit schwach konkaver Pfanne an. Die Ulna weist zwei Gelenkflächen auf, eine laterale und eine mediale (Abb. 21). Von ihnen liegt die mediale in der Längsachse der Ulna und stellt eine kräftige Pfanne dar, die mit entsprechender Konkavität dem medialen Condylus des Humerus aufliegt. Die laterale liegt auf einem seitlichen Fortsatz des Ulnakopfes, der sich auf der Streckseite vor den Radius schiebt und mit dem lateralen Condylus des Humerus artikuliert. Hauptstück und lateraler Fortsatz des Ulnakopfes bilden so einen Winkel, in den sich der Radius einfügt.

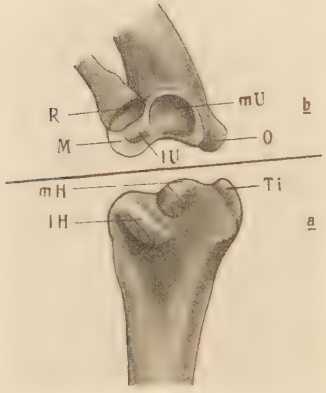


Abb. 20. Ellenbogengelenk. a Gelenkflächen des Humerus, b des Unterarmes. mH und lH medialer und lateraler Humerushöcker, mU und lU mediale und laterale Ulnagelenkfläche, O Olecranon, Ti Tuberculum internum humeri, M Meniskus, R Gelenkfläche des Radius. Die Pfeile geben die Gleitrichtung der Ulna und des Radius bei Beugung an. Linker Flügel. (*Falco peregrinus.*)

Die Berührungsflächen beider Knochen sind im Hinblick auf die Längsverschiebung als Gelenkflächen ausgebildet. Die laterale Gelenkfläche der Ulna artikuliert nicht allein mit dem Humerus, sondern gleichzeitig mit dem Radius, indem sie in Richtung des Bewegungsablaufes auf dem ebenfalls konvexen Humerushöcker gegen den Radius einen Spalt öffnet, dem dieser sich mit dem scharfen Rand seiner Pfanne einfügt. Die drei Gelenkflächen des Unterarmes verteilen sich also auf die beiden Humerushöcker so, daß deren medialer nur die mediale Pfanne der Ulna trägt, während sich auf dem lateralen die laterale Fläche der Ulna und die Pfanne des Radius bewegen, beide in Richtung des Bewegungsablaufes hintereinander liegend (Abb. 20b). An der Bildung des Gelenkes beteiligt sich ferner ein Meniskus, Lig. annulare radii, der vom Radius entspringt und dem äußeren Rande der lateralen Ulna-

gelenkfläche folgt, um sich an der Ulna zwischen lateraler und medialer Fläche anzuheften. Außen dick, gegen die Gelenkmitte sich verflachend, schiebt er sich keilförmig vom Rande her zwischen laterale Ulnafläche und Humerus ein, die ebenso wie gegen den Radius auch nach außen einen Spalt bilden.

Ganz ähnlich hat auch schon Bergmann das Ellenbogengelenk beschrieben. Die Ursache der Knochenverschiebung sieht er in der asymmetrischen Ausbildung der Humerushöcker. Daß die Verschiebung der beiden Vorderarmknochen erfolgen müsse, geht seiner Vermutung nach daraus hervor, daß die Achsen, um welche dieselben laufen, nicht zusammenfallen. Die Bewegungsachse zwischen Humerus und Ulna sei dieselbe, ob Humerus oder ob Ulna fixiert gedacht seien. Bei Bewegungen befinde sich die Achse im Zustand der Ruhe. „Fiele die Achse für die Bewegungen des Radius mit der anderen zusammen".

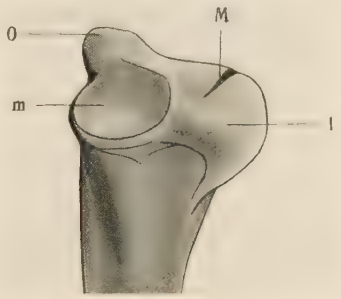


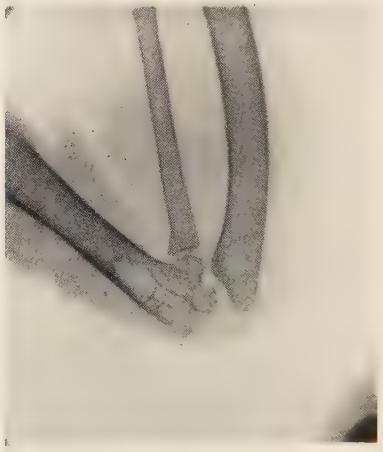
Abb. 21. Proximaler Ulnakopf. m, l mediale und laterale Gelenkfläche, O Olecranon. M Ursprung des Meniscus. Linker Flügel. (*Phoenicopterus.*)

so folgert Bergmann, „so müßte sie ebenfalls ruhen, wenn die andere ruht. Statt dessen sieht man aber, wie sie bei jeder Flexion des Humerus in der Richtung nach dem Carpus sich vorschiebt, bei jeder Extension sich zurückzieht. Daraus folgen entsprechende Bewegungen des Radius". Spätere Autoren fassen diesen Vorgang zusammen unter dem Begriff „Exzenterwirkung", der, soweit mir bekannt, erstmalig von Prechtl geprägt wurde.

Der von Bergmann geschilderte Bewegungsablauf ist deshalb nicht möglich, weil der Radius sich nicht allein auf dem länglichen lateralen Höcker bewegt. Auch der seitliche Höcker der Ulna liegt diesem Höcker auf und müßte ebenso wie der Radius exzentrisch abweichen und die dadurch hervorgerufene Verlagerung der Bewegungsachse auch auf die Ulna übertragen. Das könnte wohl eine Aenderung der Bewegungsebene oder eine Rotation beider Unterarmknochen gemeinsam bewirken, niemals aber eine gegenseitige Längsverschiebung. Bergmann

beschreibt an sich sehr richtig die Lage der lateralen Ulnafläche, erkennt aber nicht die sich daraus ergebenden Folgerungen.

Beim Präparieren der Vorderextremität eines beliebigen frisch toten Vogels kann man die eigentümliche Feststellung machen, daß der Streckmechanismus nach Entfernung der Muskulatur, aber bei vollständig erhaltenem Bandapparat nicht mehr so gut funktioniert wie am unverletzten Flügel. Während bei Anwesenheit der Muskulatur die Streckung der Hand schon kurz nach dem Streckungsbeginn des Unterarmes einsetzt und bis zu fast völliger Streckungsstellung fortläuft, vollzieht sich die Bewegung der Hand nach Entfernung der Muskeln



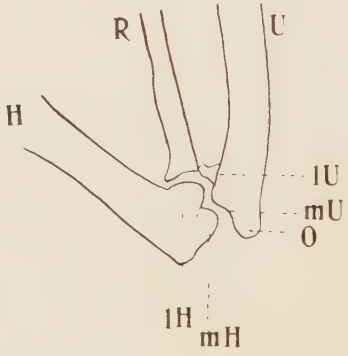


Abb. 22. Beugung.

Abb. 22—25. Röntgenaufnahmen des Ellenbogengelenkes. (Taube.)
H Humerus, mH und lH dessen medialer und lateraler Gelenkhöcker, R Radius, U Ulna, mU mediale Ulnagelenkfläche, lH lateraler Ulnafortsatz, O Olecranon.

erst im letzten Teil der Unterarmstreckung, ohne die Hand auch nur annähernd ganz zu strecken. Auch beim unverletzten Flügel wird die Handstreckung im letzten Teil der Unterarmstreckung ruckartig beschleunigt. Der Grund dieser Erscheinung liegt darin, daß die Längsverschiebung der Unterarmknochen — Proximalbewegung des Radius bzw. Distalbewegung der Ulna — erst im letzten Abschnitt der Unterarmstreckung erfolgt und dadurch nur eine teilweise Handstreckung bedingt wird, während die übrige Streckbewegung der Hand durch entsprechende, noch näher zu erläuternde Koppelung der Muskulatur bewirkt wird. Die Streckung des Unterarmes läßt sich in zwei Abschnitte trennen,

einen ersten ohne Längsverschiebung, einen zweiten mit Längsverschiebung der Unterarmknochen.

Daß dies tatsächlich dem Bewegungsablauf im Leben entspricht, zeigen die Röntgenaufnahmen (Abb. 22—25). Sie lassen deutlich erkennen, daß bis zur rechtwinkligen Stellung des Unterarms (Abb. 23) keine Längsverschiebung eintritt. Sie beginnt erst mit Ueberschreitung

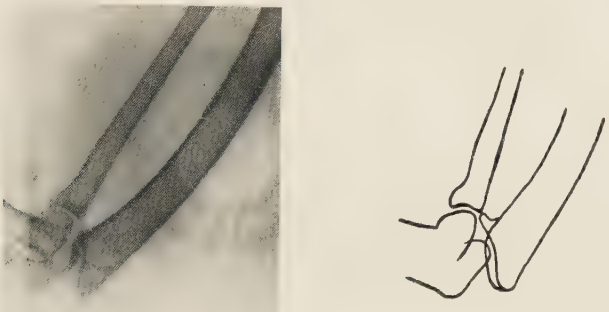


Abb. 23. Stellung des Unterarms gegen Ende des ersten Streckungsabschnittes.

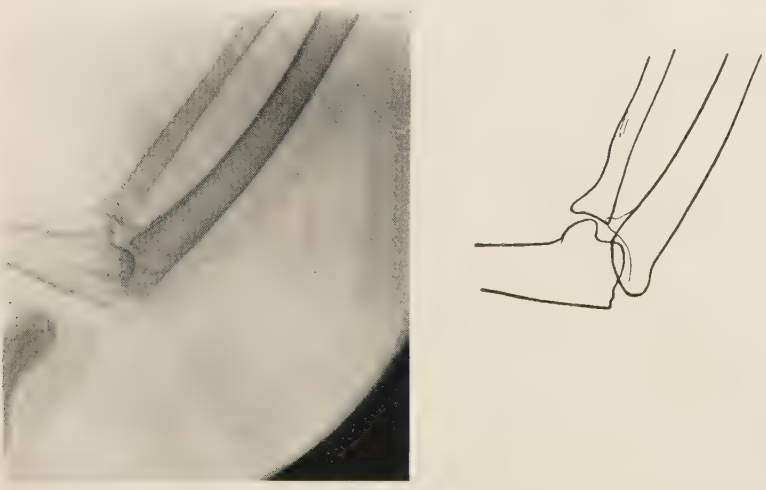


Abb. 24. Stellung bei Beginn des zweiten Streckungsabschnittes mit beginnender Knochenverschiebung.

des rechten Winkels (Abb. 24) und erreicht bei extremer Streckung, Winkelstellung 140°, ihr Maximum (Abb. 25).

Am Präparat läßt sich ferner erkennen, daß der Uebergang vom ersten zum zweiten Abschnitt in dem Augenblick erfolgt, wo der proximale Fortsatz der Ulna, das Olecranon, auf einen Wulst am Humerus,

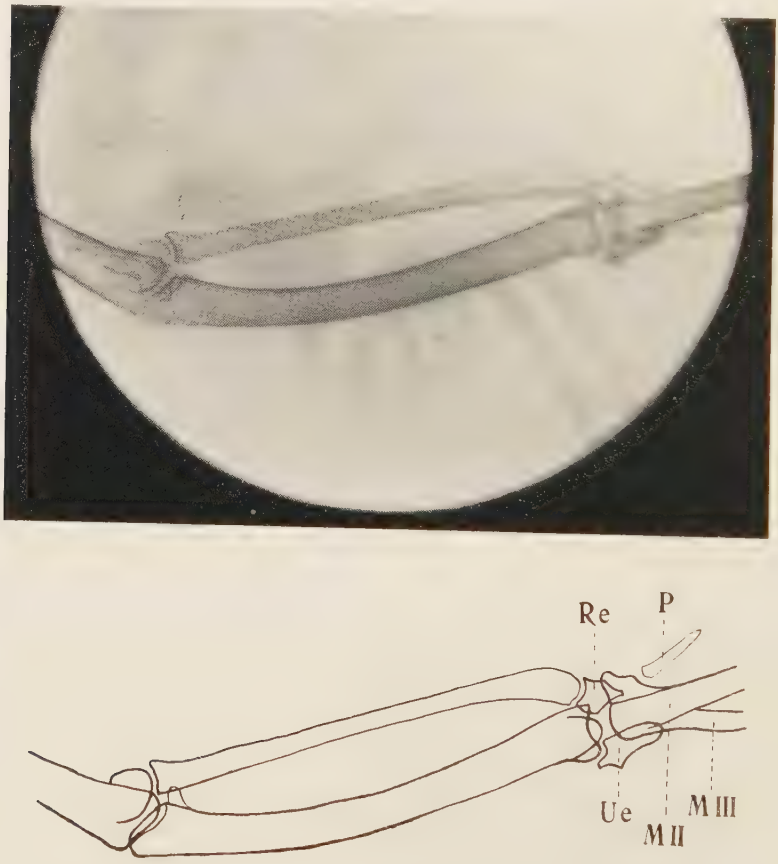


Abb. 25. Streckstellung. Handgelenk: Re Radiale, Ue Ulnare, M II, M III Metacarpale II und III, P Daumen.

das Tuberculum internum, trifft (Abb. 26). Dadurch wird im zweiten Abschnitt das Olecranon lateralwärts abgelenkt, die Elle — als der jenseits des Drehpunktes gelegene Teil — medialwärts geschoben und damit ihre Bewegungsrichtung geändert. Auf der Röntgenaufnahme sind von den beiden Fortsätzen nur die verknöcherten Teile abgebildet,

während beide durch Knorpelauflagen wesentlich verlängert sind und die von ihnen entspringenden Sehnen (der Mm. triceps brach. und flexor carpi uln.) nahe ihrem Insertionspunkt die gleiche Funktion erfüllen.

Wir können also weiterhin konstatieren, daß die beiden Bewegungsabschnitte sich nicht nur in Beziehung zur Längsverschiebung unterscheiden, sondern auch verschiedene Bewegungsebenen besitzen (Abb. 27). Im ersten Abschnitt erfolgt die Bewegung in einer den Humerus in seiner Längsrichtung schneidenden Ebene. Von ihr weicht die von Radius und Ulna gebildete Ebene um einen Winkel von etwa 30° ab, oder, anders ausgedrückt, der Radius liegt bei wagerechtem Flügel über der Bewegungsebene des ersten Abschnittes. Durch die Ablenkung des Olecranons ändert sich im zweiten Abschnitt die Bewegungsebene und fällt mit der Radius-Ulnaebene zusammen. Damit sind schon wichtige Eigenschaften des Ellenbogengelenkes erkannt und die Grundlage zum Erfassen des Bewegungsablaufes gegeben. Da die beiden Bewegungsabschnitte so große Unterschiede aufweisen, kann die Besprechung getrennt erfolgen.

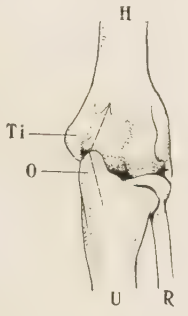


Abb. 26. Ablenkung des Olecranons (O) durch das Tuberculum internum humeri (Ti). H Humerus, U Ulna, R Radius. Der Pfeil gibt die Richtung der Ablenkung an. Rechter Flügel. (*Oidemia fusca.*)

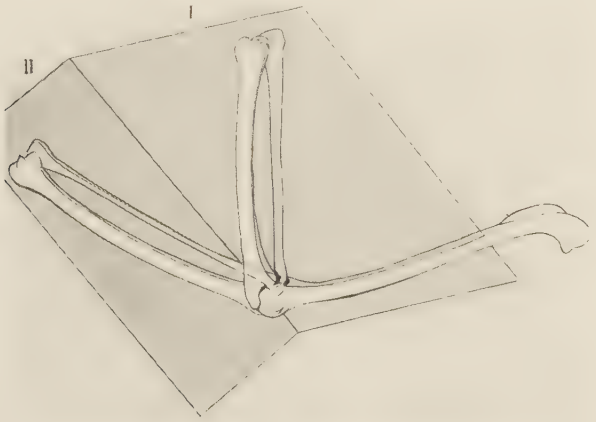


Abb. 27. Bewegungsebenen des Ellenbogengelenkes im ersten (I) und zweiten (II) Abschnitt der Streckung. Rechter Flügel.

Für den ersten Abschnitt fordern folgende Eigenschaften der Gelenkflächen eine Erklärung: 1. Die Asymmetrie der Humerushöcker. 2. das mediale Abweichen des lateralen Humerushöckers von der Bewegungsebene.

Da in diesem Abschnitt keine Längsverschiebung stattfindet, haben Radius und Ulna gemeinsame Bewegungsachsen. Die Bewegungsebene wird allein durch die Ulna bestimmt, die dazu durch die zweifache Artikulation mit dem Humerus befähigt ist. Die mediale Verbindung von Ulna und Humerus hat die Form eines Kugelgelenkes und würde somit noch drei Freiheitsgrade ermöglichen. Die laterale Ulnafläche bestimmt durch ihren Kontakt mit dem lateralen Höcker die Richtung der Bewegung. Sie fügt dem Drehpunkt der medialen Artikulation einen zweiten Drehpunkt hinzu und legt die Bewegung auf eine Ebene fest, da sich ein Körper um zwei nicht identische Punkte nur in einer Ebene drehen kann. Das Ellenbogengelenk nähert sich damit in seinen Eigenschaften einem Scharniergelenk.

Aus der Kongruenz der medialen Ulna- und Humerusgelenkflächen geht hervor, daß es sich hier im Bewegungsablauf um reines Gleiten handelt. Der laterale Gelenkabschnitt läßt eine unmittelbare Entscheidung nicht zu. Der laterale Höcker des Humerus ist, wie erwähnt, lang und schmal und weist in seiner Längsrichtung eine geringe Krümmung auf. Er besitzt aber keineswegs eine regelmäßige und mathematisch leicht definierbare Gestalt, sondern zeigt in Quer- und Längsschnitt manche Unregelmäßigkeit, deren Beschreibung und Analyse im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich ist. Nur die wichtigsten Punkte seien erwähnt.

Die auffälligsten Eigentümlichkeiten des lateralen Höckers (Abb. 20a) sind größere Länge und Verflachung des Krümmungsbogens mit gleichzeitiger Verlagerung des Höckerfirstes an den medialen Rand, exzentrisches Abweichen gegenüber dem medialen in Beugerichtung und Schrägstellung zur Bewegungsebene des ersten Abschnittes. Zu beachten ist dabei, daß der Radius nicht etwa auf dem First des Höckers gleitet, sondern sich mehr dem leicht gewölbten lateralen Rand anlegt, wie es Abb. 28 schematisch zeigt und wie auch aus dem Röntgenbild (Abb. 22) einigermaßen hervorgeht, obwohl die Aufnahme nicht nach diesem Gesichtspunkte orientiert ist. Er gleitet in der durch den punktierten Pfeil in Abb. 20a angedeuteten Richtung. Die größere Länge und geringere Krümmung ist darauf zurückzuführen, daß auf ihm zwei Gelenkflächen hintereinander Platz finden müssen; die Bewegungsebene wird dadurch nicht geändert, da der laterale

Höcker seine größere Länge und geringere Krümmung dem weiteren Abstand von der gemeinsamen Achse beider Höcker verdankt.

Wenn auch der stark hervortretende und am weitesten medial verschobene First des lateralen Höckers nicht vom Radius berührt wird, so weicht doch in vielen Fällen die Gleitfläche des lateralen Höckers von der des medialen tatsächlich exzentrisch ab, wie es von Bergmann, Prechtl und namentlich Thilo angenommen wird. Es wurde schon gezeigt, daß daraus keine Längsverschiebung resultieren kann, weil der laterale Ulnafortsatz ebenfalls auf ihm ruht, sondern nur eine Beeinflussung der Bewegung der Ulna, der sich der Radius anschließen muß. Für die Auswirkung des Exzenters auf die Unterarmbewegung ist vornehmlich die Lage der Ulnaflächen zur Längsachse ihres Knochens maßgebend, die man deutlich auf den Röntgenbildern erkennt. Sie liegen nicht endständig transversal, sondern sind nach der Beugeseite verschoben. Würden sie parallel zur Längsachse liegen, so könnte aus der exzentrischen Abweichung der lateralen Fläche allein eine Rotation der Ulna resultieren. Bei der vorliegenden Mittelstellung zwischen der Transversalen und der Parallelen (etwa 40° Abweichung von der Parallelstellung) würde sich noch eine seitliche Verschiebung der Bewegungsebenen ergeben, wenn laterale und mediale Gelenkfläche in demselben Maße gleiten wollten, was aber dadurch ausgeglichen wird, daß die laterale teils gleitet, teils rollt, wozu sie durch ihre Konvexität befähigt ist. Als Folge des Exzenters ergibt sich also Zwangsrotation des Unterarms. Bei Beugung wird der laterale Fortsatz der Ulna gehoben, es erfolgt also Pronation, bei Streckung Supination. Diese Zwangsrotation tritt im Leben dann in Erscheinung, wenn der entfaltete Flügel von der Horizontalstellung in die Vertikalstellung der Ruhelage übergeht. Den größten Teil dieser Bewegung übernimmt das Schultergelenk, indem es, wie wir sahen, in Niederschlagsstellung geht. Ein Teil dieser Bewegung aber wird vom Ellenbogengelenk durch Zwangsrotation übernommen.

Die Schrägstellung des lateralen Höckers bedingt bei Beugung eine mediale Abweichung der Gleitfläche des Radius von der Bewegungsebene. Da beide Unterarmknochen eng aneinanderliegen, muß auch die Gleitfläche der Ulna die gleiche Ablenkung erfahren, wie sich auch durch Spurlinien nachweisen läßt. Unter diesem Gesichtspunkt wird auch verständlich, warum der mediale Rand des lateralen Condylus humeri so scharf ausgebildet ist. Der Rand der medialen Ulnapfanne greift in die Rinne zwischen den beiden Humerushöckern ein wie in eine Schiene und lehnt sich mit seiner Außenfläche gegen den medialen Rand des

lateralen Höckers, der für eine sichere Führung sorgt (Abb. 28). Die Gelenkflächen des Unterarmes werden also während ihrer Drehung um die Beugungsachse in axialer Richtung verschoben und führen somit eine Schraubenbewegung aus.

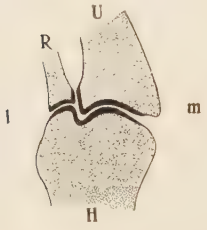


Abb. 28. Schematischer Schnitt durch das Ellenbogengelenk. H Humerus, U Ulna, R Radius, m Medialseite, l Lateralseite.

Das Ellenbogengelenk stellt also im ersten Bewegungsabschnitt ein Gelenk mit eingradiger Freiheit, Zwangsrotation und Schraubenbewegung dar.

Der zweite Bewegungsabschnitt steht dem ersten an Kompliziertheit nicht nach. Das wichtigste Moment ist die Erzeugung der Längsverschiebung der beiden Unterarmknochen. Wie festgestellt, erfolgt die Bewegung im zweiten Abschnitt in der Radius-Ulnaebene. Der Beginn fällt zusammen mit dem Auftreffen des Olecranons auf das Tuberculum internum des Humerus. Beim natürlichen Ablauf im Leben wird es zu einem Auftreffen wohl nicht kommen, da die am Olecranon ansetzende Sehne des Unterarmstreckers (M. triceps brach. p. scap.-cub.) durch das Tuberculum in ihrer Zugrichtung bestimmt wird und den Ellenbogen in der Richtung zieht, die ihm am Gelenkpräparat durch die Lage des Tub. vorgeschrieben wird. Da auch der Bandapparat die gleiche Wirkung hervorruft, tritt das Tuberculum wohl nur bei besonders kräftiger Beanspruchung des Gelenkes als Richtungsweiser in Funktion.

Die mediale Gelenkfläche führt auch in diesem Abschnitt reines Gleiten aus, da die Kongruenz mit der Condyluswölbung keine andere Bewegungsweise gestattet. Durch die Ablenkung des Ellenbogens wird die mediale Pfanne gezwungen, eine Rotation auszuführen, die sich bei ihrer mehr parallelen als transversalen Lage auf die Ulna nicht ebenfalls als Rotation, sondern als Aenderung der Bewegungsrichtung auswirkt. Wäre es ein Rotieren auf der Stelle um den Mittelradius der Pfanne als Achse, so müßte die laterale Gelenkfläche der Ulna ihre Gleitrichtung umkehren und zurückgleiten. Da aber die Gleitbewegung der medialen Fläche, wenn auch in etwas veränderter Richtung, fortgesetzt wird, heben sich die beiden Komponenten auf und die laterale Gelenkfläche stellt ihr Gleiten ein. Oder, anders ausgedrückt, aus der Kombination der beiden Bewegungsarten, der Rotation und des Gleitens im alten Sinne, resultiert eine gemeinsame Achse, die in den lateralen Fortsatz zu liegen kommt und senkrecht steht zur Radius-Ulnaebene.

der neuen Bewegungsebene. Der im ersten Abschnitt der lateralen Ulnafläche konstant anliegende Meniskus hat zu Beginn des zweiten Abschnittes das Ende des lateralen Höckers des Humerus erreicht, und auf ihm rollt die laterale Ulnafläche in der neuen Bewegungsrichtung ab.

Der Radius liegt dem lateralen Ulnafortsatz an und kann im zweiten Abschnitt nur um soviel weiter gleiten, als dieser bei seiner Rollbewegung an Raum freigibt. Er hat aber zu Beginn des zweiten Abschnittes einen Punkt erreicht, an dem der Humerushöcker eine stärkere Krümmung aufweist und bei nur geringer Gleitbewegung eine stärkere Winkelbewegung resultiert als am übrigen Teil des Höckers. Dieser stärker gekrümmte Abschnitt kommt auf den Röntgenaufnahmen deutlich zum Ausdruck und läßt den lateralen Höcker eckig erscheinen. Ferner zeigen die Aufnahmen, daß gegen Ende des ersten Abschnittes (Abb. 23) die Gelenkfläche des Radius den stärker gekrümmten Abschnitt gerade erreicht hat und bei extremer Streckung (Abb. 25) die Ecke gerade umlaufen hat. Die radiale Pfanne ist vermittels der Elastizität ihrer Knorpelschicht dazu befähigt, sich der verschiedenen Oberflächengestalt des lateralen Höckers anzupassen. Die Achse der Bewegung des Radius liegt infolgedessen im Krümmungsmittelpunkt der von ihm im zweiten Abschnitt berührten Fläche des lateralen Höckers. Radius und Ulna drehen sich also im zweiten Abschnitt um getrennte Achsen, und diese Trennung der Achsen ist die Ursache der Knochenverschiebung. Bewegen sich nämlich zwei parallele Strecken um verschiedene Achsen, so müssen sie sich in der Längsrichtung gegen einander verschieben (Abb. 29). Das Prinzip der Knochenverschiebung beruht also nicht auf der Exzenterwirkung asymmetrischer Gleitflächen des Humerus, sondern auf Trennung der Bewegungsachsen der beiden Unterarmknochen durch Aenderung der Bewegungsebene.

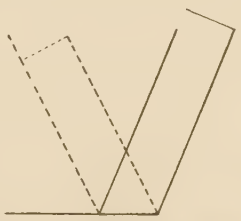


Abb. 29. Parallele Strecken, die sich um getrennte Punkte drehen, müssen sich in der Längsrichtung gegeneinander verschieben.

Zusammenfassend läßt sich über die Bewegung des Ellenbogengelenkes sagen, daß sie im ersten wie im zweiten Abschnitt zwangsläufig sind mit nur eingradiger Freiheit. Auch die bei den meisten Vögeln auftretende Rotation im ersten Abschnitt ist zwangsläufig und stellt keinen weiteren Freiheitsgrad dar. Doppelte Gelenkung der Ulna und Ausbildung des Bandapparates verhindern eine aktive Rotation. Namentlich bei völliger Streckung ist die Stellung des Unter-

arms durch straffe Spannung der Bänder und Auflage des Olecranons auf dem Humerus absolut fixiert. Bei Beugung läßt die Spannung der Bänder zwar nach, reicht aber immer noch aus, um den steten Kontakt der Gelenkflächen zu gewährleisten. Nur bei starker Beugung ist die Bewegungsfreiheit nicht immer vollständig auf eine Ebene festgelegt. Der laterale Ulnafortsatz hat dann die Möglichkeit, auf seiner zugehörigen Trochlea zu gleiten, während die mediale Pfanne dieser Bewegung durch Kreiselung entspricht. Da die Gelenkflächen nicht transversal liegen, resultiert aus dieser Kreiselung keine Rotation, sondern eine leichte Freiheit senkrecht zur eigentlichen Bewegungsebene. Eine besondere Bedeutung kommt dieser Bewegung aber nicht zu.

C. Bandapparat.

Ebenso wie am Schultergelenk steht auch am Ellenbogengelenk die Differenzierung des Bandapparates in enger Beziehung zur mechanischen Beanspruchung. Auffällig ist zunächst die ungleiche Ausbildung der Synovialkapsel: stark auf der Beugeseite, schwach auf der Streckseite. Der schwache Teil der Streckseite wird vollständig überdeckt von der breiten und starken Sehne des M. triceps. Mit der Synovialkapsel verwachsen, hat sie deren Funktion übernommen und besorgt auf der Streckseite den Zusammenhalt der Gelenkflächen.

Auf der Medialseite finden sich zwei gut differenzierte Bänder, die sich wechselseitig in ihrer Funktion ergänzen, indem das eine sich

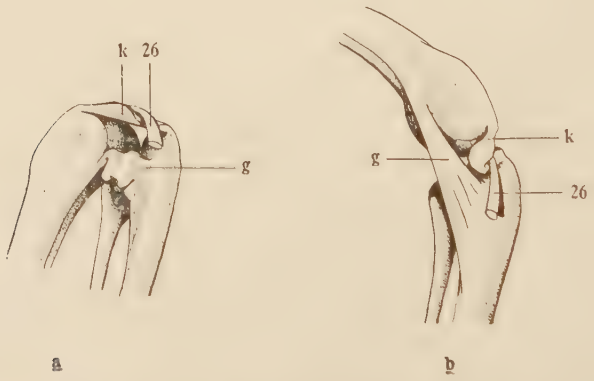


Abb. 30. Mediale Bänder des Ellenbogengelenkes.
In Beugestellung (a) ist das kleine innere Seitenband (k) gespannt, in Streckstellung (b) das große innere Seitenband (g). 26 Ursprungssehne des M. flexor carpi ulnaris H Humerus, U Ulna, R Radius. Rechter Flügel. (*Phoenicopterus.*)

strafft, wenn das andere erschlafft (Abb. 30). Das schwächere der beiden, in der Literatur nicht benannt und hier kurz als kleines inneres Seitenband bezeichnet, zieht von der Basis des Olecranons hinüber zum Tuberculum internum des Humerus und ist in der Beugestellung gestrafft. Es steht in enger Beziehung zur Ursprungssehne des M. flexor carpi ulnaris, die vom Humerus entspringt und in Beugestellung automatisch zurückgezogen ist. Sie läuft dabei über das Ellenbogengelenk und könnte leicht zwischen die Gelenkflächen geraten, wenn nicht das genannte Ligament dazwischen läge, das außerdem durch oberflächliche Wülste die Lage der Sehne gegen seitliches Abgleiten sichert.

Da das kleine innere Seitenband parallel zur Bewegungsebene I läuft und nahe der Achse liegt, entspannt es sich bei Beugung zunächst nur langsam und tritt erst zu Beginn des zweiten Bewegungsabschnittes seine Funktion an das weit stärkere große innere Seitenband ab (Lig. laterale cubiti internum). Dieses liegt zwar auch auf der Medialseite des Gelenkes, ist aber schon auf die Beugeseite verschoben. Es entspringt vom Tub. int. humeri und zieht an der medialen Pfanne vorbei zum Tub. int. ulnae und bildet zugleich die innere Begrenzung und sehnige Fortsetzung des M. brachialis inferior (20, Abb. 35). Durch seine auf die Beugeseite verschobene Lage trägt es mit bei zur Aenderung der Bewegungsebene. Gegen das Ende des ersten Abschnittes ist es straff gespannt und verhindert eine weitere Bewegung in dieser Richtung, nicht aber in der neuen Ebene, zu der es parallel steht. So ist es gespannt, wenn das äußere Seitenband erschlafft, und behält die Spannung im zweiten Abschnitt bei. Wenn man das Tub. int. hum. und das Kapselband der Beugeseite, die beide gleichfalls Faktoren für die Ablenkung darstellen, entfernt, so besorgt das innere Seitenband ganz allein die Aenderung der Bewegungsebene. Als das kräftigste der Unterarmbänder liegt es an der Stelle des Gelenkes, die beim Niederschlag der stärksten Dehnung ausgesetzt ist.

Auf Beuge- und Lateralseite sorgt nur die Synovialkapsel für den Zusammenhalt des Gelenkes. Namentlich die zum Radius ziehenden Partien sind kräftig und können auf der Medialseite mitunter ein deutliches Band differenzieren (z. B. *Tetrao*). Die auf der Beugeseite gelegenen Partien bilden einen weiteren Faktor für die Aenderung der Bewegungsebene, indem sie die Gleitbewegung des Radius und mit ihm die des lateralen Ulnafortsatzes hemmen. Vor allem halten sie im zweiten Bewegungsabschnitt den Radius auf dem Humerushöcker fest, hierzu dadurch befähigt, daß ihre Zugrichtung bei Streckung mit der Längsachse des Radius zusammenfällt.

Es ist bereits erwähnt worden, in welcher Weise sich der Meniskus (Lig. annulare radii) dem Gelenk einfügt. Wie der Radius die Gelenkfläche des lateralen Ulnafortsatzes auf der Beugeseite begrenzt, so legt sich der Meniskus auf der Lateral- und Streckseite dem Rande des Fortsatzes an und sichert seine Lage auf dem Höcker des Humerus.

Der Meniskus bildet zwar auch eine Verbindung zwischen Radius und Ulna, dient aber weniger der gegenseitigen Befestigung der beiden Knochen, sondern stellt vielmehr die Kongruenz der Flächen her. Die gegenseitige Befestigung geschieht durch je ein dorsales (Abb. 31) und ein ventrales Querband (Lig. cubiti teres und Lig. transversale). Durch diese Doppelverbindung wird ausgiebige Eigenrotation des Radius und jede andere Bewegung außer der parallelen Längsverschiebung verhindert.

Abb. 31. Dorsales (laterales) Band (1) zwischen Radius (R) und Ulna (U). Linker Flügel.

D. Muskulatur.

Hierzu Abb. 32—35.

Die zur Bewegung des Unterarmes dienenden Muskeln lassen sich nach Lage und Funktion in drei Komplexe einteilen. Den ersten Komplex bilden die Mm., deren fleischige Portionen am Oberarm liegen und deren Endsehnen sich dicht am Ellenbogengelenk inserieren. Zum zweiten Komplex lassen sich die Mm. vereinigen, die fleischig von den Knochen des Unterarmes entspringen und mittels Sehnen am Humerus ansetzen. Einen dritten Komplex stellen schließlich die Spanner der vorderen Flughaut dar, die namentlich durch ihre Insertion am Handgelenk mit großem Hebel auf die Armstellung wirken.

Den ersten Komplex bilden der M. biceps brachii (18) und der M. triceps brachialis (19), denen sich funktionell der M. brachialis inferior (20) anschließt (vergl. auch Abb. 5 und 6). Der M. triceps ist der einzige Strecker des Unterarmes. Er besteht aus zwei leicht zu trennenden Teilen, dem Pars scapuli-cubitalis (19a) und dem P. humero-cubitalis (19b), von denen in der Größe meist der zweite überwiegt. Wie der Name besagt, entspringt der scapuli-cubitale Teil von der Scapula und ist bezüglich seiner passiven Länge von der Stellung des Oberarms in der Weise abhängig, daß bei angelegtem Humerus seine Länge zwischen Ursprung und Wirkungspunkt wesentlich kürzer ist als bei abduziertem Humerus. Wird der Humerus nach vorn bewegt, so erfährt sein Ursprung passiv eine Verlagerung in Richtung

des Sehnenzuges bei Kontraktion. Solche Abhängigkeit der Muskellänge von der Stellung eines Gelenkes, zu dessen Bewegung andere Muskeln dienen, finden sich bei fast allen zwei- und mehrgelenkigen Mm. des Vogelflügels. Sie bedingt eine ähnliche, aber variable Koppelung der

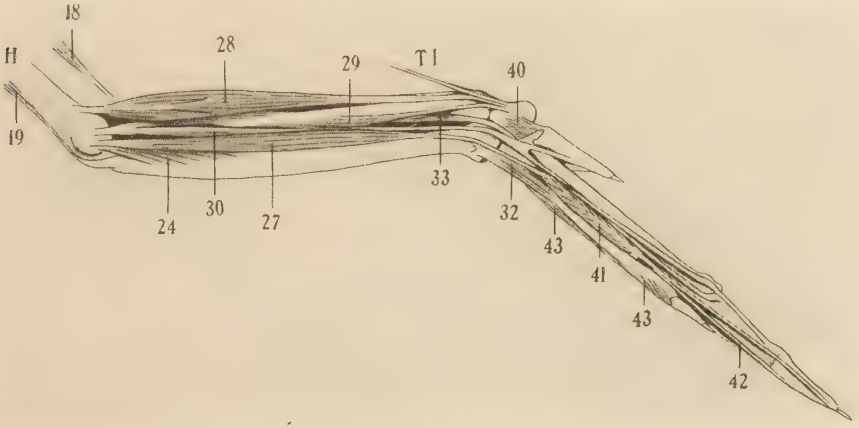


Abb. 32. Muskeln des freien Armes. Oberflächliche Schicht, Dorsalansicht.
Muskeln: 18 biceps brachii, 19 triceps brachialis, 24 ectepicondylo-ulnaris, 27 flexor metacarpi ulnaris, 28 extensor metacarpi radialis, 29 extensor pollicis longus, 30 extensor digitorum communis, 32 ulni-metacarpalis dorsalis, 33 extensor indicis longus, 40 extensor pollicis brevis, 41 interosseus dorsalis, 42 interosseus palmaris, 43 flexor digiti III. Tl Tendo longus. (*Casarca.*)

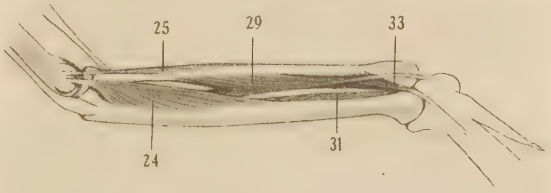


Abb. 33. Muskeln des freien Armes. Tiefe Schicht, Dorsalansicht.
Muskeln: 24 ectepicondylo-ulnaris, 25 ectepicondylo-radialis, 29 extensor pollicis longus, 31 ulni-metacarpalis ventralis, 33 extensor indicis longus. (*Casarca*).

Gelenkbewegungen wie der automatische Bewegungsmechanismus des Ellenbogen- und Handgelenkes. Entsprechend übt natürlich die Kontraktion des scapulocubitalen Teils einen Rückzug auf den Humerus aus. Auf der Höhe des Schultergelenkes wird seine Zugrichtung durch ein zur Scapula

führendes Band beeinflußt, das gleiche Band, das auch für die Erhaltung der Rückzugskomponente des M. deltoideus major sorgt.

Der humero-cubitale Teil ist von der Bewegung im Schultergelenk unabhängig und nimmt mit seinem Ursprung die ganze Länge des Humerus ein. Seine Sehne läuft medial von der des anderen Teils über das Ellenbogengelenk, und da beide flach und breit sind, bedecken sie

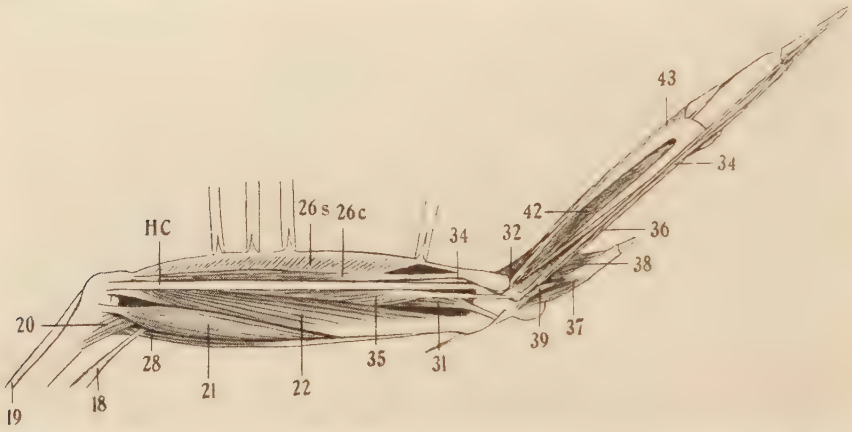


Abb. 34. Muskeln des freien Armes. Oberflächliche Schicht, Ventralansicht. Muskeln: 18 biceps brachii, 19 triceps brachialis, 20 brachialis inferior, 21 entepicondylo-radialis sublimis, 22 ent.-rad. profundus, 26 flexor carpi ulnaris, s Teil zu Schwungfedern, c Teil zum Ulnare, 28 extensor metacarpi radialis, 31 ulni-metacarpalis ventralis, 32 ulni-metac. dorsalis, 34 flexor digitorum sublimis, 35 fl. dig. profundus, 36 abductor indicis, 37 abductor pollicis, 38 adductor pollicis, 39 flexor pollicis, 42 interosseus palmaris, 43 flexor digiti III. HC Humerocarpalband. (*Casarca*.)

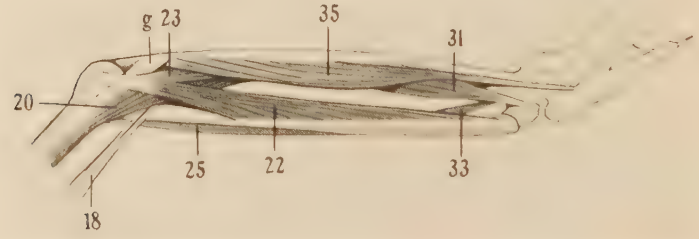


Abb. 35. Muskeln des freien Armes. Tiefe Schicht, Ventralansicht. Muskeln: 18 biceps brachii, 20 brachialis inferior, 22 entepicondylo-radialis profundus, 23 entepicondylo-ulnaris, 31 ulni-metacarpalis ventralis, 33 extensor indicis longus, 35 flexor digitorum profundus. g großes inneres Seitenligament des Ellenbogengelenkes. (*Casarca*).

die ganze Streckseite des Ellenbogengelenkes und ersetzen funktionell die Synovialkapsel.

Auch der M. biceps brachii (18) entspringt teils vom Schultergürtel (vom oberen Ende des Coracoids), teils vom Humerus, ohne daß aber damit in der Regel eine Teilung des ganzen Muskels verbunden wäre (Ausnahme z. B. *Larus fuscus*). Ebenfalls geteilt ist die Endsehne, deren einer Teil sich am Radius, der andere an der Ulna inseriert. Die Teilung der Endsehnen entspricht nicht der Ursprungsteilung, jeder Sehnenteil erhält vielmehr seine Fasern aus beiden Köpfen zugleich. Der thorakale Kopf bietet mit seiner breiten, das Schultergelenk überziehenden Sehnenpartie diesem einen guten Halt. Ausschließliche Funktion des Muskels ist Beugung des Unterarms. Das Verhältnis der beiden Hauptbeweger des Unterarms zeigt nach Art große Verschiedenheit, immer aber überwiegt der Strecker (*Accipiter nisus* 1 : 1,2, *Corvus cornix* 1 : 1,3, *Ciconia ciconia* 1 : 5,0, *Larus fuscus* 1 : 5,3).

Einen zweiten Beuger stellt der M. brachialis inferior (20) dar, der im Beugewinkel des Ellenbogengelenkes fleischig vom Humerus zur Ulna führt. Die kleine, innere Seite des trapezförmigen, flachen Muskels schließt sich der Außenseite des Lig. laterale cubiti internum an. Prechtl sah in ihm einen Hilfsmuskel des Biceps, der beim Einziehen des Flügels den Oberarm hinreichend nahe an den Oberarm heranziehen soll. Da aber seine Fasern ohne in eine Endsehne auszulaufen sich gleich weit vom Drehpunkt an Humerus und Ulna inserieren, unterliegen sie bei Beugung einer so starken Verkürzung, daß sie zu einer wirksamen Kontraktion unfähig werden. Der Muskel ist also nur in Streckstellung wirksam, genau wie das genannte Band, als dessen kontraktile Fortsetzung und Ergänzung er betrachtet werden kann. Da er neben Beugung auf die Elle auch supinatorisch wirkt und so der pronatorischen Luftdruckkomponente entgegenwirkt, bildet er offenbar einen Antagonisten der passiven Streckung und Pronation des Unterarmes beim Niederschlag und dient insofern dem Band als Ergänzung, als er plötzliche Streckung federnd abfangen kann.

Den zweiten Komplex bilden die Mm. ect.- et entepicondylo-antibrachiales. Sie entspringen alle fleischig vom Radius oder von der Ulna und inserieren sich mit kurzer Sehne am Humerus. Hier scheint das sonst am Vogelflügel herrschende Prinzip, alle schweren Teile in die Nähe des Schwerpunktes zu verlegen, durchbrochen zu sein. Von den drei Muskeln der Ventralseite entspringen zwei, M. entepicondylo-radialis sublimus und profundus (21, 22), vom Radius,

deren erster geringe Beugefunktion besitzt. Der M. entepicondylo-ulnaris (23) kommt nach GADOW nur den Scharrvögeln zu, findet sich aber auch bei den *Anseres*. Nach PRECHTLS Ansicht sollen diese Mm. den Unterarm mittels des Radius nach abwärts ziehen, damit die Flügelfläche im Niederschlag eine steife Ebene erhalte. Da der Luftdruck mit langem Hebelarm nach aufwärts wirke, „so würde ohne die Gegenwirkung dieser Muskeln, welche das Band der Oberarmbeinelle unterstützen, ein Umschlagen des äußeren Flügels nach oben unvermeidlich sein" (§ 50). Ich kann dieser Ansicht nicht beipflichten, denn, wie gezeigt wurde, wird die Stellung des Oberarms allein durch die Elle bestimmt, und es wäre zu erwarten, daß diese Mm. zum Zwecke der von PRECHTL angenommenen Funktion von der Ulna kämen. Ferner zeigte eine Krähe, der die Sehnen aller diesem Komplex zugehörigen Muskeln, also auch der dorsalen, durchtrennt waren, im Fluge nicht die geringste Störung, geschweige denn ein Umschlagen des Flügels. Von den beiden dorsalen Mm. erwähnt PRECHTL nur den M. ectepicondylo-radialis (25) und bezeichnet ihn einfach als Antagonist der ventralen. Vielfach stärker ist hier der M. ectepicondylo-ulnaris (24), meist aber nicht so stark wie die beiden ventralen zusammen. Von allen fünf Muskeln kann nur der M. entepi.-rad. subl. einen merklichen Einfluß auf die Stellung des Gelenkes haben, während die anderen am Humerus nahe der Beugungsachse ihren Ansatz haben. Da ihre Zugrichtung mit der Längsrichtung der Unterarmknochen zusammenfällt, können sie auf diese keine rotatorische Wirkung ausüben. Es bleibt allein die Möglichkeit, daß diese Muskeln zur Unterstützung und Sicherung der Längsverschiebung der Unterarmknochen dienen, wozu sie durch ihre Zugrichtung bestens befähigt sind. Die radialen Muskeln halten den Radius auf seiner Gelenkfläche fest, wenn die Streckung der Hand Widerstand bietet und der Radius abgehoben zu werden droht. Die automatische Dehnung, die der M. ectepi.-rad. subl. bei Streckung erfährt, erleichtert ihm seine Aufgabe. Die ulnaren Mm. haben die entsprechende Funktion bei Beugung oder dann, wenn durch passive Steckung der Hand auf die Ulna ein solcher Zug ausgeübt wird. Daß bei Außerkraftsetzen dieses Muskelkomplexes in der Flügelbewegung keine Behinderung eintritt, ist kein Einwand gegen die Annahme der genannten Funktion, da der automatische Streckmechanismus ja auch am Gelenkpräparat einwandfrei arbeitet, und zeigt, daß die Mm. nur zur Unterstützung und Sicherung bei besonderer Beanspruchung dienen. Auf das Prinzip, alle schweren Teile möglichst nahe an den Schwerpunkt zu verlagern, konnte hier keine Rücksicht genommen

werden, da die Mm. die genannte Funktion nur in dieser Lage ausüben können.

Zur Spannung des Propatagiums dienen die Mm. propatagiales (17), die als Partes propatagiales den Mm. pectoralis (8a), deltoideus major (15a) und biceps brachii (18a) angehören. Sie laufen in zwei Sehnen aus, einen an dem vorderen Rande zum Handgelenk laufenden Tendo longus und einen in der Mitte zum Unterarm laufenden Tendo brevis. Der M. biceps p. prop. tritt, wenn vorhanden, nur an die kurze Sehne, während die beiden anderen Mm. in beide Sehnen auslaufen. Die lange Sehne enthält, da sie der stärkeren Dehnung unterliegt, viele elastische Fasern, während die kurze Sehne aus straffen Fasern besteht. Neben der Spannung des Propatagiums üben diese Sehnen auch auf die Knoehen, an denen sie inserieren, einen starken Zug aus und müssen den Bewegern des Unterarmes als dritter Komplex zugerechnet werden. Die lange Sehne inseriert sich teils am Metacarpus, teils am distalen Radiusende, einige Fasern laufen mitunter auch zu dem Daumen. Häufig auftretende Sesambeine sichern die Ueberführung der zum Metacarpus laufenden Fasern über das Handgelenk. So wirkt die lange Sehne gleichzeitig streckend auf die Hand und beugend auf den Unterarm. Beide Tendenzen werden sich vielleicht am gestreckten Flügel infolge der Koppelung des Hand- und Ellenbogengelenkes aufheben. Die kurze propatagiale Sehne wirkt dagegen allein beugend auf den Unterarm. Sie inseriert sich an der dorsalen Fascie der Ulna und der Ursprungssehne des M. extensor metacarpi radialis nahe dem Ellenbogengelenk, aber immer noch entfernter als die Sehne des M. biceps, so daß sie mit größerem Hebel wirkt. Gadow nimmt daher mit Recht an, daß die kurze Sehne während der Ruhe den Unterarm gebeugt hält, wozu nur ein an langem Hebel wirkender Muskel befähigt ist.

IV. Hand.

A. Funktionelle Gesichtspunkte.

Zwei Anforderungen sind es, die besondere Ausprägungen in der Konstruktion des Handgelenkes erwarten lassen, nämlich die Aufgabe, die Bewegungen des Handgelenkes mit denen des Ellenbogengelenkes zu koppeln, und die Notwendigkeit einer Festigung gegen die durch den Luftwiderstand hervorgerufene mechanische Beanspruchung. Beim Ellenbogengelenk ist untersucht worden, wie durch die Gelenkbewegung eine Knochenverschiebung entsteht; beim Handgelenk lautet die Frage: Wie kommt durch Knochenverschiebung eine Gelenkbewegung zustande?

Bei der aktiven Streckung jedenfalls ist für das Handgelenk die Knochenverschiebung das primäre, aus der sekundär die Gelenkbewegung resultiert. Es kann aber auch der umgekehrte Fall eintreten, daß infolge der pronatorischen Verwindung der distalen Handschwingen das Handgelenk passiver Streckung unterliegt. Dann überträgt sich die Streckwirkung vermittels der Knochenverschiebung auf das Ellenbogengelenk. Der Vorgang ist also reversibel.

Daneben ist die mechanische Beanspruchung des Gelenkes sehr groß. Namentlich im Niederschlag ist der Druck auf das Handgelenk kaum geringer als am Ellenbogengelenk, da der Handfittich als der am weitesten vom Drehpunkt entfernte Flügelteil die größte Relativgeschwindigkeit besitzt und den stärksten Luftwiderstand erfährt. Die pronatorische Wirkung ist sogar größer als im Ellenbogengelenk, da es direkt an der vorderen Kante liegt. Da beim Niederschlag starke passive Streckung auftritt, muß es auch gegen Ueberstreckung ausreichend gesichert sein.

Bezüglich der Bewegungsweise des Handgelenkes betont schon BERGMANN, daß es sich im Gegensatz zum menschlichen Handgelenk nicht um eine Extension und Flexion, sondern um eine Ab- und Adduktion handelt. Die Hand wird nicht wie bei uns senkrecht zur Radius-Ulnaebene gebeugt, sondern parallel zu dieser. Dabei ist aber zu bedenken, daß jede Bewegung des Handgelenkes die Stellung der Handschwingen zu den Armschwingen beeinflußt und namentlich bei Zusammenfaltung des Flügels vermittels Beugung (Adduktion) den Handfittich unter den Armfittich schiebt. Da die Fläche der Schwungfedern aber nicht mit der R.-U.-ebene zusammenfällt, bzw. zu ihr parallel steht, sondern einen Winkel von etwa 30° bildet, muß, wenn der Handfittich bei Beugung gleich wie am gestreckten Flügel in der Ebene der Armschwingen bleiben soll, das Handgelenk sich in der Ebene der Schwungfedern bewegen. Ferner decken sich bekanntlich die Schwungfedern in der Weise, daß die äußerste Handschwinge die unterste ist und sich mit ihrer breiten Fahne von unten gegen die nächste, proximal benachbarte Schwinge lehnt. Demgemäß tritt die Hand volarwärts etwas aus der Ebene der Schwungfedern heraus und schiebt so die Handschwingen unter die Armschwingen.

Die Bewegung des Handgelenkes stellt also, bezogen auf die Ebene der Unterarmknochen, weder eine reine Flexion und Extension noch reine Ab- und Adduktion dar. Will man aber einen der beiden Begriffe verwenden, so hat man immerhin mit mehr Recht von Ab- und Adduktion zu sprechen.

B. Handgelenk.

An der Bildung des Handgelenkes sind insgesamt fünf Knochen beteiligt, zwei vom Unterarm, Radius und Ulna, die beiden Carpalknochen, der radiale und der ulnare, die wir kurz „Radiale“ und „Ulnare“ nennen wollen, und der Metacarpus (Abb. 36). Die Lage der Knochen ist so, daß im Zustand der Streckung das Radiale in Verlängerung des Radius liegt, das Ulnare in Verlängerung der Ulna, darauf folgt der Metacarpus, allein die Breite der vorigen einnehmend. Die Bewegung der Hand verteilt sich auf eine Bewegung zwischen Unterarm und Carpalknochen und eine zwischen Carpalknochen und Metacarpus. Diese letzte Bewegung bietet der Vorstellung keine Schwierigkeit: Die Carpalia bilden zusammen eine Pfanne, in die sich der Metacarpus mit seinem runden proximalen Ende legt. Schwieriger zu verstehen ist die Bewegung zwischen Unterarm und Carpalknochen. Alle vier Knochen liegen in der Ebene, in der die Bewegung stattfinden soll. Dabei liegt der eine Carpalknochen in der Verlängerung des Radius, der andere in der Verlängerung der Ulna. Die Bewegung geschieht in der Weise, daß Radiale und Ulnare um das Ende der Ulna gleiten, wobei das Radiale den mit ihm fest verbundenen Radius bei der Abduktion zurückschiebt und bei der Adduktion vorzieht. Umgekehrt, wie es bei aktiver Streckung und Beugung geschieht, bedingt ein Zurückziehen des Radius eine Abduktion, sein Vorschieben eine Adduktion. Auf die Besonderheit dieser Artikulation hat schon Bergmann (1839) hingewiesen, indem er ausführt: „Diese (die Ab- und Adduktion) wird aber nur vermittels der Verschiebung von Ulna und Radius aneinander in der Längsrichtung möglich, weil ohne eine solche zwei feste Punkte in der Ebene liegen würden, in welcher die Bewegung geschehen soll, zwei feste Punkte aber eine Bewegung unmöglich machen, wenn sie nicht in der Axe liegen.“ Es läßt sich jedenfalls sagen, daß das Handgelenk sich in zwei Gelenke aufteilt, von denen das eine von der Längsverschiebung der Unterarmknochen abhängig, das andere von ihr unabhängig erscheint.

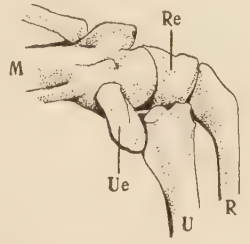


Abb. 36. Handgelenk, Uebersicht über die an der Gelenkbildung beteiligten Knochen, Medialansicht. U Ulna, R Radius, Ue Ulnare, Re Radiale, M Metacarpus. Rechter Flügel. (*Mergus serrator.*)

1. Gelenk zwischen Unterarm und Carpalia.

Dieses Gelenk wird gebildet von vier Knochen, Ulna und Radius, Ulnare und Radiale. Ulnare und Radiale gleiten um das distale Ende der Ulna, diese bildet also zwei Gelenkflächen, eine für das Ulnare, eine für das Radiale. Beide Carpalia sind durch ein breites Band miteinander verbunden. Dieses kann natürlich nur auf Zug beansprucht werden und verhindert ein Auseinanderweichen der beiden Carpalknochen. Eine Annäherung verbietet sich aus der Lage der beiden Knochen; wie Keile füllen sie die vordere und hintere Lücke zwischen Ulna und Metacarpus aus und müßten beide Knochen auseinanderpressen, wollten sie ihren gegenseitigen Abstand verkleinern.

Bei der Bewegung um den Ulnakopf beschreiben die Carpalia durchschnittlich maximal einen Winkel von 35°. Das Radiale ist außerdem mit dem Radius verbunden. Durch Zug des Radius wird es gestreckt, durch Schub gebeugt. Da der Radius seine Lage zur Ulna nur parallel verschiebt, so findet auch zwischen ihm und dem Radiale die gleiche maximale Winkelbewegung statt. Die Verbindung zwischen beiden bildet ebenfalls ein Gelenk.

Wenn sich der Radius in der Längsrichtung gegen die Ulna verschiebt, so wären bei beiden auch an dem distalen Berührungspunkt Gleitflächen zu erwarten, wie sie an der proximalen Berührungsstelle zu sehen sind. Es ist aber nichts dergleichen zu finden, weil nämlich beide Knochen sich nur in einem Moment der Verschiebung berühren: bei extremster Distalverschiebung des Radius, gleich Beugestellung der Carpalia. Schon bei Beginn der Proximalverschiebung weichen die Unterarmknochen auseinander, da beide durch das Radiale verbunden sind und dieses auf dem Ulnakopf einen Kreisbogen beschreibt, der es zunächst auf den Radius zubewegt und diesen von der Ulna fortschiebt. Die Ausbildung von Gleitflächen ist also an dieser Stelle überflüssig.

Wie bereits erwähnt wurde, kann man die Bewegung des Handgelenkes eigentlich nicht als Flexion und Extension oder Ab- und Adduktion bezeichnen, da sie weder parallel noch senkrecht zu der von beiden Unterarmknochen gebildeten Ebene erfolgt. Sie verläuft vielmehr in der Ebene der Schwungfedern, die mit jener einen Winkel von etwa 30° bildet. Deutlich zeigt sich dies auf der Röntgenaufnahme Abb. 25. Während sich die Unterarmknochen in ihrem größten Abstand abzeichnen, die Bildebene also parallel zu der von ihnen gebildeten Ebene liegt, ist das Handgelenk nicht in der Seitenansicht getroffen und läßt infolge der sich überdeckenden Schatten keine Einzelheiten

erkennen. Deutlich zeigt sich die Verdrehung am Metacarpus; wenn auch nur die proximale Hälfte vom Ausschnitt erfaßt ist, erkennt man doch einwandfrei, daß Metacarpale II und III nicht in ihrer größten Ausdehnung abgebildet sind, d. h. die Ebene des Metacarpus schräg zur Bildebene steht. Daraus ist weiterhin ersichtlich, daß nicht allein die Bewegungsebene des Handgelenkes gegen die Ebene der Unterarmknochen verdreht ist, sondern auch die Ebene der Handknochen, letztere also parallel steht zur Schwungfederfläche. Dies leuchtet ohne weiteres ein, wenn man die Befestigung der Handschwingen betrachtet, die am Metacarpus den beiden langen Mittelhandknochen aufliegen und daher zu diesen parallel stehen. Die Armschwingen dagegen liegen nur der Ulna an und bilden den mehrfach erwähnten Winkel von etwa 30° mit der Radius-Ulnaebene. Beziehen wir die Definition der Handgelenkbewegung auf die Hand, so stellt sie in der Tat eine Ab- und Adduktion dar.

Darüber hinaus besteht noch eine weitere, allerdings sehr geringe Abweichung, indem die Bewegungsebene des Handgelenkes noch über die Schwungfederfläche hinaus verdreht ist, wodurch der Handfittich gegenüber dem Armfittich in leichte Supination gerät. Wenn der Flügel der Großvögel während des Aufschlagens relativ zum Körper supiniert werden muß, um das schädliche Auftreffen des Luftstromes auf die Dorsalseite des Flügels zu vermeiden, so werden davon die distalen Teile stärker betroffen, da sie infolge ihrer größeren Entfernung vom Drehpunkt sich schneller auf- und abbewegen. Da nun der Aufschlag bei gebeugtem Flügel erfolgt, wird der Handfittich automatisch gegenüber dem Armfittich supiniert. Daß diese Abweichung für den reibungslosen Verlauf der Flügelfaltung wichtig ist, wurde bereits erwähnt.

Am Gelenk zwischen Unterarm und den Carpalia zeigt sich die Abweichung der Gelenkbewegung von der Ebene der Unterarmknochen besonders eindrucksvoll. Die Carpalia bewegen sich bei Beugung gleichzeitig volarwärts, bei Streckung dorsalwärts. Die entsprechende Gestaltung der Gelenkflächen zeigt sich, wenn man nach Entfernung der Carpalia das distale Ende der Unterarmknochen betrachtet (Abb. 37). Dabei stellt sich die Radius-Ulnaebene in der Projektion als eine gerade Linie dar (parallel zur Geraden B rechts der Zeichnung) und wäre Gleitrichtung bei reiner Ab- und Adduktion. Senkrecht dazu würde die Richtung der Bewegungsachse verlaufen (A). Die wirkliche Gleitrichtung der Carpalia zeigt die Gerade parallel zur Gleitfläche des Ulnare, die Richtung der Bewegungsachse zeigt die Gerade in der Verlängerung der Achse der Radialebewegung am Radius (A und B links der Zeichnung); Gleitrichtung und Bewegungsachse stehen senk-

recht aufeinander. Damit ist die Bewegungsrichtung auf allen Gelenkflächen zwischen dem Unterarm und den Carpalknochen festgelegt.

Die Gestalt der Gelenkflächen kompliziert sich unter der Einwirkung des starken pronatorischen Druckes. Dieser drückt den ulnaren Teil des Gelenkes lateralwärts, den radialen medialwärts. Das Ulnare zeigt eine schwache Pfanne entsprechend der schwach konvexen Gestalt der Ulnafläche. Der pronatorische Druck versucht das Ulnare lateral-

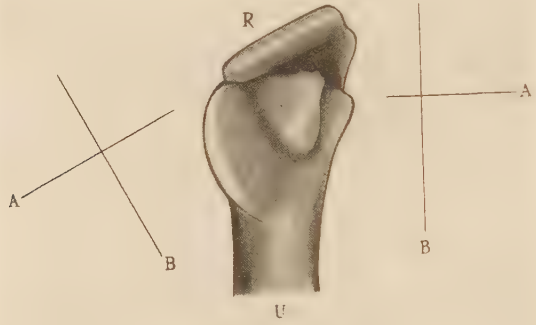


Abb. 37. Distales Ende der Unterarmknochen. Schrägstellung der Gelenkflächen zur Radius-Ulnaebene. R Radius, U Ulna. A Bewegungsachsen. B Parallelen zu den Bewegungsebenen in der Projektion, rechts für reine Ab- und Adduktion, links für die tatsächliche Orientierung der Gelenkflächen. Rechter Flügel. *Phoeniropterus*.

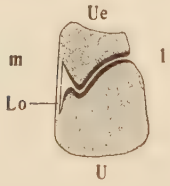


Abb. 38. Schematischer Schnitt durch das Gelenk zwischen Ulna (U) und Ulnare (Ue), m Medialseite, l Lateralseite. Lo Ligg. obliqua.

wärts (dorsalwärts) zu verschieben. Darum ist die Gelenkfläche zwischen Ulnare und Ulna in der Weise schräg gestellt, daß das Ulnare gegen die Ulna gedrückt wird. Um bei fehlendem pronatorischem Druck ein Abgleiten von der schrägen Fläche zu verhindern, wird diese auf der medialen Seite von einem kleinen Fortsatz begrenzt (Abb. 38). Das Ulnare gleitet also gleichsam in einer Schiene, bei der die Seite, die den stärksten Druck auszuhalten hat, breiter und kräftiger entwickelt ist als die andere.

Sehr einfach sind die Gelenkflächen zwischen Radiale und Ulna. Sie zeigen keine besonderen Sicherungen gegen seitliche Verschiebung; denn das Radiale ist ja außerdem noch mit dem Radius verbunden und zwar außerordentlich fest. Die Ulna bietet eine gleichmäßig konvexe Wölbung, der eine ebenso gleichmäßige Ausbuchtung des Radiale entspricht, mitunter auch nur eine kleine ebene Fläche, die auf die laterale Hälfte des Radiale beschränkt ist.

Das Gelenk zwischen Radius und Radiale ist ein typisches Scharniergelenk. Die konvexe Fläche wird vom Radius gebildet (Abb. 37) und steht an der äußersten Spitze des ulnarwärts umgebogenen Radiusendes. Wie jedes Scharniergelenk besitzt auch dieses nur eine eingradige Bewegungsfreiheit und gewährt dieser eine außerordentliche Festigkeit.

2. Gelenk zwischen Carpalia und Metacarpus.

Der distale Abschnitt des Gelenkes wird von den beiden Carpalknochen und dem Metacarpus gebildet. Zwangsrotation und Anpassung an pronatorischen Druck sind hier vereinigt und bewirken ein unübersichtliches Bild, das einer eingehenden Analyse große Schwierigkeiten bietet.

Dem halbkreisförmigen proximalen Ende des Metacarpus legen sich symmetrisch an das Radiale, das Ulnare und das sie verbindende Lig. carpi internum. Da die Carpalia bei ihrer Bewegung um das distale Ulnaende ihre gegenseitige Stellung nicht verändern, wird das Gelenk zwischen Carpalia und Metacarpus von der Knochenverschiebung des Unterarmes nicht mehr betroffen. Versuche am Gelenkpräparat erwecken allerdings den Anschein, als ob die Bewegung des Metacarpus gegen die Carpalia bei gegen den Unterarm festgestellten Carpalia beschränkter sei als bei gleichzeitiger Bewegung der Carpalia gegen den Unterarm. Wenn eine solche Abhängigkeit der Metacarpalbewegung im Leben tatsächlich bestehen sollte, so kann sie allein in der Ausbildung des Bandapparates ihre Ursache haben, denn die Gelenkflächen geben dafür keinen Anhaltspunkt.

Besonders auffällig ist die Gelenkfläche gestaltet, die der Metacarpus dem Ulnare bietet. Die mediale Seite ist ihrer Länge nach schmal wie eine Scheibe vorgewölbt. Die Lage am Metacarpus geht aus der Abb. 39 hervor. Die Scheibe greift in eine entsprechend tiefe und schmale Furche am Ulnare ein. Diese Verzahnung bietet die denkbar festeste Sicherung gegen eine seitliche Verschiebung des Ulnare auf

dem Metacarpus. Die Scheibe gibt auch der Bewegungsrichtung eine außerordentlich sichere Führung, und man kann an ihr die jeweilige Gleitrichtung ohne weiteres ablesen. Der distale Furchenrand des Ulnare läuft seinerseits wieder in einer flachen Furche des Metacarpus, lateral am Grunde der Scheibe gelegen (Abb. 40). Der mediale Furchenrand des Ulnare bildet einen langen Fortsatz, der beinahe an den Drehpunkt der Ulnarebewegung heranreicht.

Bezüglich der Auswirkung der passiven pronatorischen Drehwirkung auf die einzelnen Teile des Gelenkes gilt auch für den distalen Abschnitt, was über den proximalen gesagt wurde. Diese Drehwirkung verteilt sich so, daß auf den ulnaren Teil ein lateralwärts gerichteter Druck ausgeübt wird, auf den radialen Teil ein medialwärts gerichteter. Dem

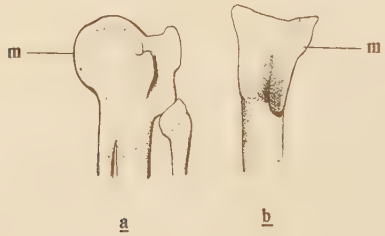


Abb. 39.

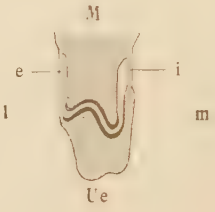


Abb. 40.

Abb. 39. Proximales Metacarpusende. a von medial, b von ulnar. m medialer scheibenförmiger Vorsprung der Gelenkfläche. Linker Flügel. (*Phoenicopterus.*)
Abb. 40. Schematischer Schnitt durch das Gelenk zwischen Ulnare (Ue) und Metacarpus (M). m Medialseite, l Lateralseite, e Lig. externum carpi ulnaris et metacarpi, i Lig. internum carpi ulnaris et metacarpi.

entsprechend befindet sich die Scheibe des Metacarpus auf der medialen Seite des Gelenkes und wird so distalwärts gegen das Ulnare gedrückt. Die dem Radiale gebotene Gelenkfläche steht dagegen auf der Lateralseite weiter vor, nicht als eine randständige Erhebung, sondern als gleichmäßige Schrägstellung der Gelenkfläche, so daß sie bei dem hier medial gerichteten Druck gegen das Radiale gedrückt wird. Solche Schrägstellung als Sicherung gegen seitliche Verschiebung hatten wir schon am Gelenk zwischen Ulnare und Ulna kennen gelernt. Dort wirkte der Druck entgegengesetzt, darum verlief auch die Abschrägung in entgegengesetzter Richtung. Während am Ulnare der mediale Teil gegen den Unterarm vorgeschoben ist, findet man am Metacarpus an der dem Radiale dargebotenen Gelenkfläche die laterale Seite vorgeschoben. Diese verschiedene Richtung der Abschrägung bei entgegengesetzter Druckrichtung zeigt die Richtigkeit der funktionellen Deutung. Die Sicherung

des distalen Gelenkabschnittes gegen einen pronatorischen Druck ist allein durch die spezifische Ausbildung der Gelenkflächen so stark, daß eine Pronation auch bei Anwendung von Kraft nicht möglich ist, wenn die Bänder nur die Gelenkflächen aufeinanderpressen. Da die Abschrägung zwischen Radiale und Metacarpus aber wesentlich schwächer ist als zwischen Ulna und Ulnare, wird die Sicherheit der Gelenkführung noch durch Verbreiterung der Flächen erhöht. Denn je breiter sich zwei Knochen aneinanderlegen, um so besser können sie einem Druck seitlich zur Bewegungsebene Widerstand leisten: das Prinzip des Scharniergelenkes.

Im letzten Teil der Streckung des Metacarpus gegen die Carpalia findet eine Zwangsrotation im pronatorischen Sinne statt. Auf die Bedeutung der scheibenförmigen Wölbung des Metacarpus als Festlegung der Gleitrichtung wurde schon hingewiesen. Diese zeigt kurz vor der Stelle, wo das Ulnare sein Gleiten bei Streckung beendet, eine Abweichung in medialer Richtung (Abb. 39). Bei Streckung wird also die ulnare Seite des Metacarpus im letzten Moment gehoben, d. h. der Metacarpus wird proniert. Diese Pronation muß auch in der Gelenkung zwischen Metacarpus und Radiale festgelegt sein. Hier wird sie besorgt durch asymmetrische Ausbildung der beiden Seiten der metacarpalen Gelenkfläche. Diese Zwangsrotation zeigt ihre Bedeutung erst im Hinblick auf den Schwungfedermechanismus. Durch die Pronation im letzten Abschnitt der Streckung werden die Handschwingen gehoben und gegen die darübergreifenden Armschwingen gepreßt. Umgekehrt wird bei der Beugung schon in der allerersten Phase durch die dabei erfolgende Zwangssupination die starre Fläche der Schwungfedern etwas gelockert.

Der Vollständigkeit halber sei noch kurz auf die Berührung des Metacarpus mit der Ulna eingegangen. Eine direkte Berührung findet nicht statt, beide sind immer durch das Lig. carpi internum getrennt. Bei Streckung gleiten Ulna und Metacarpus ulnarwärts am Ligament (das Ligament fixiert gedacht), und zwar ausgiebiger der Metacarpus. Wäre die Bewegung des Metacarpus der der Ulna gleich, und wollte man das trennende Band außer acht lassen, so hätten wir es mit reinem Rollen zu tun. Da aber die Bewegung des Metacarpus stärker ist als die der Ulna, so stellt seine Bewegung auf der Ulna ein Gleitrollen dar, das durch das Band in reine Gleitbewegungen zerlegt wird. Die kleine Erhöhung auf der Gelenkfläche der Ulna (Abb. 37, 38), die ein Abrutschen des Ulnare verhindert und den schmaleren Teil der Schiene bildet, drückt bei der Beugung das Band durch und greift in die Furche

des Metacarpus (Abb. 39 b) ein und liegt dann in Streckrichtung vor dem lateralen Furchenrand des Ulnare.

Die Abhängigkeit des Handgelenkes von der Längsverschiebung der Unterarmknochen verdient noch eine kurze Betrachtung. Wir hatten einen proximalen, abhängigen und einen distalen, unabhängigen Gelenkabschnitt unterschieden. Die Bewegung des Metacarpus untersteht dabei nicht mehr dem Einfluß der Knochenverschiebung. Andererseits können die Carpalia gegen den Unterarm keine Bewegung ausführen, ohne daß gleichzeitig eine Knochenverschiebung erfolgt. Dabei ist aber für einen geordneten Bewegungsablauf die Beteiligung des Metacarpus doch notwendig; denn die Carpalia werden nur durch das Lig. carpi internum verbunden, das natürlich nur auf Zug beansprucht werden kann. Wenn durch Distalverschiebung des Radius das Radiale in Beugestellung gebracht wird, so brauchte das Ulnare, wenn es durch irgend einen Widerstand festgehalten wird, die Beugung nicht mitzumachen. Dazu wird es aber durch den Metacarpus gezwungen, der mit seinem proximalen Ende der Ulna anliegt, von ihr nur durch das Ligament getrennt, und den Abstand der Carpalia regelt. Carpalia und Metacarpus bilden so für die Bewegung gegen den Unterarm einen einheitlichen Knochenkomplex. Findet innerhalb dieses Komplexes keine Bewegung statt, so entspricht Beugung und Streckung der Hand allein der Bewegung der Carpalia gegen den Unterarm.

Interessante Parallelen zum Ellenbogengelenk ergeben sich, wenn man die dem Handknochenkomplex zugehörigen Achsen bestimmt. Die mit dem Radius gemeinsame Achse ist die der Radius-Radialeartikulation und liegt im distalen Radiuskopf. Die mit der Ulna gemeinsame ist diejenige, um welche sich Ulnare und Radiale auf dem Ulnakopf bewegen; sie liegt im distalen Ulnakopf. Der Handknochenkomplex besitzt also für seine Bewegung gegen den Unterarm zwei Achsen, die nicht identisch sind, für jeden der beiden Unterarmknochen eine. Bewegung um diese Achsen kann nur erfolgen, wenn Radius und Ulna sich in ihrer Längsrichtung parallel verschieben. Umgekehrt folgt aus der Längsverschiebung der Unterarmknochen eine Winkelbewegung des Handknochenkomplexes. Die Koppelung der Gelenkbewegung mit der Längsverschiebung stellt also im Handgelenk das gleiche Prinzip dar wie im Ellenbogengelenk. Handelte es sich im Ellenbogengelenk um das Zustandekommen der Längsverschiebung, und konnten wir dort definieren, daß zwei parallele Strecken sich gegeneinander in der Längsrichtung verschieben müssen, wenn sie sich um verschiedene Achsen bewegen, so müssen wir im Handgelenk von der Längsverschiebung

ausgehen. Verschieben sich zwei Parallele gegeneinander in ihrer Längsrichtung, so rufen sie bei einer Geraden, die mit jeder Parallelen einen Punkt gemeinsam hat, eine Winkelbewegung gegen die Richtung der Parallelen hervor. Selbstverständlich ist im Ellenbogengelenk wie im Handgelenk der Vorgang umkehrbar. Solche Koppelung zweier Körper, hier des Humerus und der Hand (genauer Carpalia), durch zwei dazwischen geschaltete parallele Körper, hier Radius und Ulna, kennt man in der Mechanik unter dem Namen Parallelführung (Abb. 41). Verwendet wird dieses Prinzip z. B. beim Parallellineal.

Abb. 41. Prinzip der Parallelführung.

Fast alle Gelenkflächen lassen in ihrer Ausbildung eine Sicherung gegen die passive Pronation des Luftwiderstandes erkennen. Lorenz erwähnt in seiner Arbeit „Ueber das Fliegen der Vögel", daß am gestreckten Handgelenk keine Rotation möglich ist, wohl aber am gebeugten, und führt dies sehr richtig auf die verschiedene Spannung des Bandapparates zurück. Diese Rotation findet statt zwischen Metacarpus und Carpalia, und zwar durch Gleiten der metacarpalen Gelenkfläche auf dem Radiale senkrecht zur eigentlichen Gleitrichtung. Mit dem Ulnare ist der Metacarpus so fest verzahnt, daß keine Abweichung von der erwähnten Gleitrichtung möglich ist. Zwischen Radiale und Metacarpus wird eine Pronation durch die Abschrägung der Gelenkflächen verhindert. Bei Streckung legen sich vornehmlich die Sehnen mit ihren Scheiden lateral über den vorderen Gelenkabschnitt und verhindern ein lateralwärts gerichtetes Gleiten des Metacarpus. Außerdem kommen in Streckstellung die Gelenkflächen vollständig zur Deckung. Bei Beugung dagegen geben die Sehnen mit ihren Scheiden diesen Gelenkabschnitt frei, und die Synovialkapsel ist nicht straff genug gespannt, um ihrerseits ein seitliches Gleiten des Metacarpus zu verhindern. Ueber die Bedeutung der Rotation soll noch im Zusammenhang mit den Muskeln des Handgelenkes gesprochen werden.

C. Bandapparat.

Hierzu Abb. 42, 43.

Das ganze Handgelenk wird von einer einheitlichen Synovialkapsel überzogen, die an den Unterarmknochen ansetzt und über die Carpalknochen, an denen sie festgewachsen ist, zum Metacarpus führt. Im allgemeinen ist sie kräftig entwickelt und nur an einzelnen Stellen durch Bänder ersetzt. Ebenso kompliziert wie die Gelenkflächen ist auch die Anlage der Bänder. Je nach Art differenziert sich bald an dieser, bald an jener Stelle aus der Synovialkapsel ein Band, tun sich Bänder zu Bandkomplexen zusammen, legen sich doppelt statt sonst einfach an, ohne daß in jedem Fall sofort die Notwendigkeit dafür aus der Flugart des betreffenden Vogels abzuleiten wäre. Diese Verschieden-

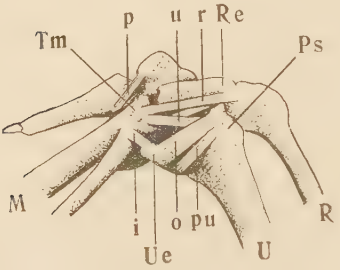


Abb. 42. Mediale Ansicht.

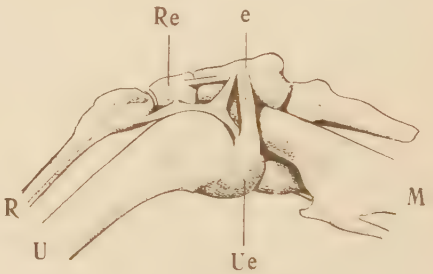


Abb. 43. Laterale Ansicht.

Abb. 42 u. 43. Bänder des Handgelenkes.

(Bezeichnet sind nur die auch im Text aufgeführten Bänder.) R Radius, U Ulna, Re Radiale, Ue Ulnare, Tm Tuberositas muscularis, Ps Processus styloideus. Ligg.: p pollicare, o obliqua carpi ulnaris, pu posticum ulnare carpi ulnaris, u internum ulnare metacarpi, i internum carpi ulnaris et metacarpi, r radiale metacarpi, e externum carpi ulnaris et metacarpi. Rechter Flügel. (*Corvus cornix*.)

heiten erklären es auch, daß die Angaben in der Literatur nicht übereinstimmen. So führt BERNSTEIN 17 Bänder auf, TIEDEMANN nur 16, von denen aber nicht alle am Präparat mit Sicherheit aufzufinden sind. Es sei darum nur auf diejenigen Bänder eingegangen, die gegenüber der Synovialkapsel eine bedeutende Rolle spielen, und im übrigen auf die Abbildungen verwiesen.

Radius und Ulna sind am distalen Ende vorwiegend durch das Radiale verbunden, das an beiden mit Bändern befestigt ist. Außerdem wird der Zwischenraum der beiden Unterarmknochen ganz oder teilweise von einem Ligament ausgefüllt, das somit auch die Muskulatur in eine mediale und eine laterale Masse scheidet. Dieses flache, dünne Ligament läuft meist am distalen Ende in ein kräftiges, rundes Band

aus, das so liegt, daß es bei zurückgezogenem Radius zu beiden Knochen senkrecht steht, bei vorgeschobenem Radius parallel. Es gestattet also eine Entfernung des Radius von der Ulna bis zum vollen Maß seiner Länge. Auch das flächenförmig aufgespannte Ligament hält beide Knochen zusammen, ohne ihr notwendiges Auseinanderweichen zu verhindern. Eine besondere Bedeutung gewinnt das runde Band dadurch, daß es an der Ulna mehr lateral, am Radius mehr medial ansetzt und so eine medialwärts gerichtete Verschiebung (bei Pronation) verhindern kann.

Ganz allgemein sind die Bänder auf der Medialseite ungleich stärker und zahlreicher als auf der Lateralseite, weil die medialen durch die dauernde Belastung der Hand auf der Volarseite eine stärkere Dehnung auszuhalten haben. Diese ungleiche Verteilung zeigen schon die Bänder zwischen Ulna und Ulnare, die überhaupt nur auf der Medialseite entwickelt sind. Außerordentlich stark sind die Ligg. obliqua carpi ulnaris. Sie haben an der Ulna einen erhöhten Ansatzpunkt, indem sie von dem stark hervortretenden Processus styloideus entspringen. Das Zusammenwirken mit der Gelenkfläche zeigt Abb. 38. Sie verhindern in jeder Lage ein Abheben des Ulnare auf der Medialseite. Auch einem Ueberstrecken wirken sie entgegen, mehr aber noch das Lig. posticum carpi ulnaris, wie schon aus dessen mehr zentralem Ansatz am Ulnare hervorgeht. Es nimmt ebenfalls am Processus styloideus seinen Ursprung, ist aber schwächer als die vorigen.

Die Befestigung zwischen Radiale und Radius ist so beschaffen wie einzig möglich bei einem Scharniergelenk. Auf jeder Seite befindet sich außen am Ende des Scharniers ein Band, das jeweils am Radius genau in der Achse des Scharniers ansetzt und zum Rande des Radiale hinüberzieht, so daß es bei jeder Gelenkstellung die gleiche Spannung hat.

Die Verbindung zwischen Radiale und Metacarpus beschränkt sich meist auf die kräftig ausgebildete Synovialkapsel. Bänder differenzieren sich häufiger auf der Medialseite, seltener auf der Lateralseite. Das Ulnare ist mit dem Metacarpus regelmäßig durch zwei kräftige Bänder verbunden. Das eine, Lig. externum carpi ulnaris et metacarpi, besorgt auf der Lateralseite den Zusammenhalt. Seine kräftige Ausbildung befähigt es, einem Herausdrehen des Metacarpus nach der Lateralseite Widerstand zu leisten (vergl. auch Abb. 40). Das andere Band, Lig. internum carpi ulnaris et metacarpi, befindet sich auf der Medialseite, ist noch weit stärker und liegt bei gestrecktem Arm parallel zu der Richtung der Knochen. Es bildet dann mit dem Ulnare und den Ligg. obliqua carpi ulnaris eine starke, geradlinige Verbindung von der Ulna zum Metacarpus, die, auf der Medialseite

gelegen, dem auf das Handgelenk sich übertragenden Luftdruck einen kräftigen Widerstand leisten kann. Diese starke Verbindung liegt an der ulnaren Kante, weil sie dort gleichzeitig der passiven Streckung entgegenwirkt, die sich aus der Vortriebskomponente des Handflügels ergibt.

Eine mediale Verbindung des Unterarmes mit dem Metacarpus bilden noch zwei Bänder, von denen das eine am Radius (Lig. radiale metacarpi), das andere an der Ulna ansetzt (Lig. internum ulnare metacarpi). Beide haben nur die Aufgabe, eine Knickung des Flügels nach der Lateralseite (Dorsalseite) zu verhindern und den Metacarpus gegen die Ulna zu ziehen, wodurch der Abstand der Carpalia bestimmt wird. Sie sind in ihrer Ausbildung vielen Variationen unterworfen, indem sie bald stärker, bald schwächer sind oder mit den Carpalknochen in Verbindung treten oder sich teilen, wobei dann der eine Teil vom Unterarm, der andere von einem Carpalknochen entspringen kann. In allen Fällen wird aber an der Funktion nichts geändert.

Ferner erfährt der Bandapparat eine beträchtliche Vervollkommnung und Festigung durch die über das Gelenk laufenden Sehnen und namentlich deren Scheiden.

Eine direkte ligamentöse Verbindung zwischen Humerus und Hand stellt das Humerocarpalband dar (Abb. 34), das nach GADOW aus der Muskelscheide des M. extensor digitorum sublimis hervorgegangen ist. Es entspringt vom medialen Humeruscondylus und führt, auf der Ventralseite verlaufend, zum Ulnare. In Beugestellung erschlafft, spannt es sich bei Streckung und übt somit auf das Ulnare einen Zug aus, der dem des Lig. carpi internum antagonistisch ist. Gleichzeitig kann es als Verbindung der medialen Gelenkabschnitte des Humerus und der Ulna beide Gelenke gegen dorsalwärts gerichteten Druck festigen. GADOW überschätzt den Wert des Bandes in dieser Hinsicht bei weitem, wenn er empfiehlt, Vögel statt durch Verstümmelung der Hand vermittels Durchtrennung dieses Bandes die Flugfähigkeit zu nehmen, denn eine meiner Krähen zeigte trotz doppelseitiger Durchtrennung nicht die mindeste Störung im Flugvermögen. Das Band erfüllt zwar die genannte Funktion, aber nur als ein Faktor neben mehreren anderen, die den fehlenden voll ersetzen können. Seine Hauptaufgabe liegt aber offenbar in der Armschwingenbefestigung, wie im entsprechenden Abschnitt gezeigt werden soll.

D. Muskulatur.

Hierzu Abb. 32—35.

Die Hand wird von insgesamt sechs Muskeln bewegt. Drei davon entspringen vom Humerus und sind somit zweigelenkig, wenn man proximalen und distalen Abschnitt des Handgelenkes nicht als gesonderte Gelenke unterscheiden will. Diese stehen in enger Beziehung zur Gelenkkoppelung, indem auf sie bei Bewegung des Unterarmes ein Zug ausgeübt wird, der den Metacarpus im gleichen Sinne bewegt wie der knöcherne Mechanismus. Die anderen Muskeln entspringen vom Unterarm und sind von der Stellung des Ellenbogengelenkes unabhängig.

Von den Carpalia dient nur das Ulnare als Insertion, während an das Radiale kein Muskel herantritt. Da letzteres am Radius, wie an der Ulna befestigt ist, wird seine Stellung jederzeit von diesen bestimmt. Das Ulnare aber ist, wie wir sahen, durch das Lig. carpi internum nur bei Streckung an die Bewegung des Radiale und des Unterarms gebunden, bei Beugung dagegen wird die Abhängigkeit durch Metacarpus und Humerocarpalband vermittelt. Als dritter Faktor sorgt der M. flexor carpi ulnaris (26) für den notwendigen Abstand vom Radiale. Seine Ursprungssehne kommt vom Tuberculum internum humeri und läuft über das Gelenk durch eine Scheide, an deren Bildung, wie erwähnt, das kleine innere Seitenband beteiligt ist. Wie stark der Rückzug ist, den der Muskel bei Beugung des Ellenbogengelenkes erfährt, zeigt Abb. 30. Sehr bald trennen sich seine Fasern und laufen in verschiedene Sehnen aus, deren eine (26 c) direkt zum Ulnare führt, während die andere (26 s) sich zunächst mit den Armschwingen verbindet und schließlich auch am Ulnare inseriert ist. Die Funktion des direkt zum Ulnare laufenden Teils ist eindeutig durch seine Abhängigkeit von der Stellung des Ellenbogengelenkes und seine Insertion bestimmt. Er unterstützt den automatischen Streckmechanismus bei Beugung, ohne die Bewegung des Metacarpus gegen die Carpalia zu behindern. Der Schwungfederteil dient, wie im Abschnitt über Schwungfederbefestigung gezeigt werden soll, dem Niederzug der Armschwingen.

Zur Beugung des Metacarpus dienen zwei Muskeln, von denen der eine zweigelenkig und von der Stellung des Unterarmes abhängig, der andere von ihr unabhängig ist. Abhängig ist der M. flexor metacarpi ulnaris (27), indem er mit seiner Anfangssehne vom Humerus entspringt, mit einer zweiten Sehne mitunter von der Ulna. Er liegt auf der Dorsalseite des Unterarmes. Seine Endsehne wird

in einer Scheide über die Außenfläche des distalen Ellenendes zum Metacarpus geführt, wo sie in einiger Entfernung vom Handgelenk meist am Metacapale II ansetzt. Im Durchschnitt ist er etwa halb so kräftig wie der M. flexor c. uln. Unabhängig vom Ellenbogengelenk ist der unbedeutende M. ulni-metacarpalis dorsalis (32). Er entspringt sehnig vom distalen Ulnaende und läuft dorsal (lateral) über das Ulnare zum Metacarpale II, an dem er sich fleischig inseriert.

Auch die Streckung des Metacarpus wird von zwei Muskeln besorgt, unter denen einer von der Unterarmstellung abhängig, der andere unabhängig ist. Auch hier ist der abhängige, der M. extensor metacarpi radialis (28), der weitaus kräftigere. Seine beiden Köpfe entspringen meist nebeneinander vom Humerus, der kleinere von beiden ist mitunter am Propatagium befestigt. Als der am weitesten vom Ellenbogengelenk entfernt entspringende Muskel ist er auch am stärksten von der Unterarmstellung abhängig. Der äußere, manchmal von der Haut kommende Teil, kann auch von einem Fortsatz des Humerus (Tuberculum superius) entspringen, das besonders deutlich bei den Lariden ausgebildet ist. Er erfährt bei Streckung automatisch einen noch größeren Rückzug als der vom Ellenbogengelenk beinahe ebenso weit entfernte, aber von der Humerusfläche entspringende Teil und ist demgemäß weniger muskulös. Die beiden Teile legen sich dann bald aneinander, laufen am vorderen Rand des Unterarms entlang und heften sich vermittels ihrer gemeinsamen Endsehne am Daumenhöcker des Metacarpale I an. Zur Ergänzung dieses Muskels dient der von der Unterarmstellung unabhängige M. extensor pollicis brevis (29), der trotz seines Namens nichts mit dem Daumen zu tun hat, sondern sich mit seiner Endsehne neben dem vorigen am Metacarpus anheftet, nachdem beide Sehnen gemeinsam das Handgelenk passiert haben. Der langgestreckte fleischige Teil liegt zwischen den Unterarmknochen und entspringt von den benachbarten Flächen des Radius und der Ulna im proximalen Abschnitt. Immer ist er wesentlich schwächer als sein Partner, im Höchstfall $^1/_3$ so stark wie dieser (*Ciconia*, *Cygnus*), bei Kleinvögeln fehlt er vielfach ganz.

Während die übrigen Muskeln immer gegen einen oder mehrere andere antagonistisch wirken, besitzt der M. ulni-metacarpalis ventralis (31), der einzige Rotationsmuskel des Handgelenkes, keinen Antagonisten. Er entspringt an der distalen Fläche der Ulna von deren dem Radius zugewandten Fläche. Seine Sehne passiert das Handgelenk auf der Ventral- bzw. Medialseite und heftet sich an der Vorderkante des Metacarpus an. Der eigentümliche Muskel ist nur

im Hinblick auf die Ausbildung des Handgelenkes zu verstehen. Dieses weist, wie wir im einzelnen verfolgen konnten, zahlreiche Sicherungen gegen pronatorische Verdrehung auf, entsprechend der starken Beanspruchung beim Niederschlag. Stärkere Pronation, als passiv schon vom Luftwiderstand bewirkt wird, ist nicht möglich. Ein Supinationsmuskel, gegen den der Pronator antagonistisch wirken könnte, fehlt auch. Da weist Lorenz in anderem Zusammenhang darauf hin, daß in manchen Fällen eine Supination des Handflittichs von Vorteil ist, nämlich beim Rüttelflug, und daß diese Supination passiv von der die Flügeloberseite treffenden Luft beim Rüttelaufschlag besorgt wird. Ferner bemerkt er sehr richtig, daß bei gestrecktem Handgelenk keine Rotation ausführbar ist, wohl aber bei gebeugtem, und bringt den Vergleich mit dem menschlichen Kniegelenk, an dem sich Rotation nur in der Beugestellung ausführen läßt. Ein wesentlicher Unterschied zum Kniegelenk besteht darin, daß die Rotation dort in beiden Richtungen aktiv ausgeführt werden kann, im Handgelenk der Vögel die Supination passiv, d. h. durch eine äußere Kraft erzeugt werden muß. Da die Hand sich in allen Fällen, in denen die Luft den Flügel auf der Unterseite trifft, in Pronationsstellung befindet, die Wirkung des Muskels also überflüssig ist, wird er nur dann wirken, wenn ein die Oberseite treffender Luftstrom die Hand supiniert, also beim Rüttelaufschlag. Dann aber ist Supination gerade erwünscht und ihre Verhinderung unangebracht. Lorenz glaubt, „daß die starke Beugung des Handgelenkes beim Rüttelaufschlag hauptsächlich stattfindet, um dem Handflittich die Möglichkeit zu geben, eine genügende Supination auszuführen". Nimmt man mithin an, daß Supination während des Rüttelaufschlages stattfindet, und bedenkt man gleichzeitig, wie wenig das Handgelenk auf supinatorische Beanspruchung eingerichtet ist, so ergibt sich für den Pronator als Funktion, das Handgelenk bei supinatorischer Beanspruchung vor Ueberdrehung zu bewahren und vor allem eine plötzlich einsetzende Supination abzufedern; denn nichts ist für ein Gelenk gefährlicher als ruckartig den Bandapparat straffende, unabgefederte Bewegungen. Bei Beugestellung erreicht der Muskel ferner seine stärkste Pronationswirkung. Er dient also zur Vervollkommnung des Handgelenkes, und es zeigt sich daher keine merkliche Flugbehinderung, wenn er vermittels Durchtrennung seiner Sehne außer Funktion gesetzt wird.

Das Kräfteverhältnis der Handbeuger und -strecker im Muskelgewicht zeigt meist ein Ueberwiegen der Strecker, etwa im Verhältnis 4 : 3. Den Streckern ist aber noch der Zug der langen propatagialen Sehne zuzurechnen, die zumindest teilweise am Metacarpus ansetzt,

deren Wirkung sich aber nicht quantitativ erfassen läßt. Jedenfalls scheint ein Einfluß auf das Kräfteverhältnis der Handbeweger zu bestehen; denn in dem einzigen, mir bekannten Fall, wo das Gewicht der Beuger das der Strecker übertrifft, bei *Accipiter nisus*, ist für die Ueberführung der langen propatagialen Sehne über das Handgelenk durch ein besonders kräftiges Sesambein gesorgt, das die Zugrichtung des letzten Abschnittes zur Längsachse des Metacarpus steiler stellt und damit die Streckwirkung erhöht. Im übrigen wirkt das elastische Bandsystem der Schwungfedern als starke Beugekomponente und bedingt das Ueberwiegen der Strecker.

V. Finger.

Der eigentümliche Bau des Metacarpus und der Phalangen ist so allgemein bekannt, daß ein kurzer Hinweis auf die für die Bewegungen wichtigsten Momente genügt. Bei der Verschmelzung der Metacarpalia haben Metacarpale II und III ungefähr die gleiche Länge, während Metacarpale I dagegen stark verkürzt ist. Mitunter (Krähe) ist der Ansatzpunkt des dritten Fingers noch weiter distal gegen den Ansatz des zweiten verschoben. Dabei ist nicht allein das Metacarpale III verlängert, sondern auch der ulnare Abschnitt des Metacarpale II, soweit er mit zur Gelenkflächenbildung für den dritten Finger eingegangen ist. Die Verlängerung des Metacarpale III ist somit als Folge einer Distalverschiebung des Ansatzpunktes des dritten Fingers aufzufassen.

Die Zahl der Phalangen variiert bekanntlich, bei flugfähigen Vögeln sind immer die Phalangen vorhanden und gut entwickelt, die den Schwungfedern, bzw. dem Daumenfittich als Ansatzpunkt dienen, also das Grundglied des Daumens, zwei Phalangen des zweiten Fingers und das Grundglied des dritten Fingers. Dazu tritt häufig noch eine Phalanx am ersten und zweiten Finger, die für den Federansatz bedeutungslos ist und meist eine Kralle trägt. Die Breite der Finger richtet sich nach der Art der Schwungfederinsertion. Legt sich die Spule dem Knochen in dessen Längsrichtung an, so ist dieser schmal. Legt sich die Spule schräg oder senkrecht zur Längsrichtung an, so ist sie breit, um den Schwungfedern eine lange Ansatzfläche zu geben. Dementsprechend ist das Grundglied des zweiten Fingers breit, das zweite Glied schmal und rundlich, ebenso Daumen und dritter Finger. Auch die Breite des Metacarpus ist als Sicherung des Schwungfederansatzes anzusehen.

In der Bewegungsweise sind die Gelenke der Finger grundlegend von den anderen Gelenken verschieden. Ihre Hauptbewegung ist aktive Rotation. Zwangsrotation findet sich allein im Daumengelenk. Es ist dem Vogel dadurch möglich, den Anstellwinkel der letzten Handschwingen unabhängig von der übrigen Schwungfederfläche willkürlich zu verändern.

A. Gelenke und Bänder.

1. Daumen.

Das Gelenk zwischen Metacarpus und Daumen stellt ein Sattelgelenk dar und besitzt zwei Grade der Bewegungsfreiheit. Es gestattet sowohl Ab- und Adduktion als auch Flexion und Extension oder, bezogen auf die Flügelfläche, Hebung und Senkung. Die Lage des Sattels ist so, daß die Richtung der konkaven Wölbung des Metacarpus in die Flügelebene zu liegen kommt und damit auch die beiden höchsten Punkte des Sattels, der eine dem Metacarpale II zugewandt, der andere abgewandt. Zugewandter und abgewandter Abschnitt des Sattels sind aber einander nicht kongruent; denn der abgewandte ist breiter mit größerem Krümmungsradius in Richtung des Gleitens bei Hebung und Senkung als der dem Metacarpale II zugewandte Abschnitt. Bei Ab- und Adduktion ist diese Verschiedenheit nicht von Bedeutung. Bei Hebung und Senkung hat aber der abgewandte Teil des Daumens bei gleicher Winkelbewegung eine längere Gleitstrecke zurückzulegen als der zugewandte Teil. Daraus ergibt sich eine Zwangsrotation, Pronation bei Senkung, Supination bei Hebung. Die durch diese Zwangsrotation bedingten Stellungen des Daumenfittichs bei Hebung und Senkung stimmen überein mit denen, die Ahlborn (1896) auf Grund seiner Schrankentheorie darstellt. Sie wird von der zwischen Metacarpale II und Daumen ausgespannten Haut und Muskulatur unterstützt, indem diese den Daumen auf der dem Metac. II zugewandten Seite festhalten.

Die Befestigung des Daumens besorgt eine Synovialkapsel, die am Metacarpus in einiger Entfernung von der Gelenkfläche ansetzt und so genügend Spielraum für die an sich geringe Bewegung bietet. Ein vom Daumenhöcker kommendes Band, das Lig. pollicare (Abb. 42), setzt nicht an der Vorderkante des Daumens an, da es dann dessen Rotation hemmen müßte, sondern führt medial an den dem Metacarpale II benachbarten Teil, wo die Drehung am geringsten ist, und hält so die Gelenkflächen zusammen.

2. Zweiter Finger.

Die Gelenke des zweiten Fingers sind ausgesprochen für Rotation eingerichtet und — mit Ausnahme des bedeutungslosen Gelenkes am dritten Glied — nach dem gleichen Prinzip aufgebaut und können daher gemeinsam besprochen werden. Sie gliedern sich in einen ulnaren und einen radialen Teil. Der größere radiale Abschnitt zeigt eine nahezu ebene Fläche, über die sich (jeweils am proximalen Knochen) der kleinere ulnare Abschnitt in Gestalt eines kleinen Fortsatzes knopfartig erhebt, meist halbkugelig gerundet (Abb. 44). Dieser Zahn greift in eine entsprechende Vertiefung des distalen Knochens. Er bestimmt den Mittelpunkt der Drehung und hält den ulnaren Abschnitt fest, während der radiale auf der ebenen Fläche kreisförmig gleitet wie zwei Scheiben aneinander um eine Achse. Die Achse dieser Drehung liegt nun an der Stelle, wo zweiter und dritter Finger einander berühren, eine für die Bewegungsweise des dritten Fingers wichtige Tatsache. Die

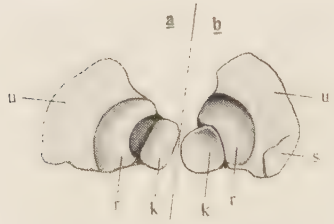


Abb. 44
Grundgelenk des zweiten und dritten Fingers.
a Gelenkflächen des Metacarpus.
b Gelenkflächen der Finger.
u ulnarer, r radialer Abschnitt der Gelenkflächen zwischen Metacarpus und zweitem Finger, k Gelenkflächen zwischen Metacarpus und drittem Finger. s Lappen aus elastischem Bindegewebe. Linker Flügel. (*Phoenicopterus.*)

Ausbildung der Gelenkflächen zeigt deutlich, daß Rotation die Hauptbewegung der Gelenke des zweiten Fingers ist. Daneben ist in geringem Maße Flexion und Extension, ausgiebiger Ab- und Adduktion ausführbar. Flexion und Extension, also Bewegungen senkrecht zur Handfläche, werden nur dadurch ermöglicht, daß die Knorpelüberzüge der Artikulationsflächen verhältnismäßig dick sind und sich weitgehend komprimieren lassen. Die Ab- und Adduktionsbewegung erfolgt um den kleinen inneren Knopf der metacarpalen Gelenkfläche, wie auch aus den Röntgenaufnahmen zu ersehen ist (Abb. 45, 46). Die äußeren, großen Gelenkflächen weichen dabei auseinander. Der Zwischenraum wird teilweise von einem, aus elastischem Bindegewebe bestehenden Lappen ausgefüllt, der sich vom vorderen Rande des Fingers zwischen die Gelenkflächen schiebt (Abb. 44). Hauptsächlich dient er aber wohl zur Federung, wenn die beim Niederschlag durch vortreibende Wirkung des Luftwiderstandes hervorgerufene, ruckartig einsetzende

Abb. 45. Streckstellung.

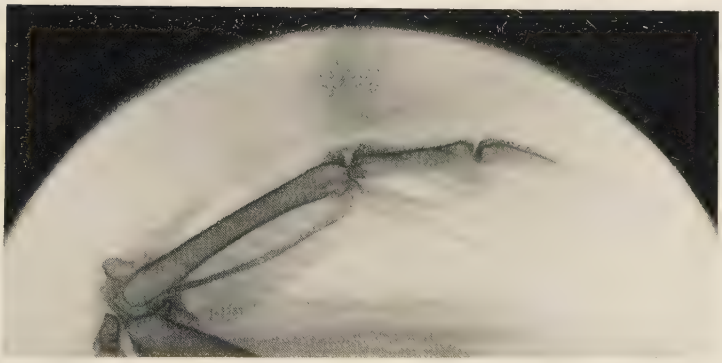


Abb. 46. Beugestellung.

Abb. 45, 46. Röntgenaufnahmen der Finger. (Taube.) M Metacarpus, 1 II erstes Glied, 2 II zweites Glied des zweiten Fingers, III dritter Finger.

passive Streckung die Gelenkflächen an ihrer vorderen oder radialen Kante aufeinanderpreßt.

Der Bandapparat zeigt an beiden Gelenken die gleiche Kräfteverteilung. Die einheitliche Synovialkapsel ist auf der Medialseite und an der hinteren oder ulnaren Kante am stärksten, eine Notwendigkeit bei medialem Druck und passiver Streckung. So differenziert sich zwischen dem ersten und zweiten Fingerglied an der hinteren Kante meist ein deutliches Band. Am Gelenk zwischen Metacarpus und Grundglied des zweiten Fingers sind regelmäßig zwei Bänder gut differenziert. Lig. internum und Lig. anterius ossis metacarpi et I. phalangis digitit. II, von denen das erste das weitaus stärkere ist, entsprechend seiner Lage am Punkte stärkster Beanspruchung, nämlich an der hinteren Kante der Medialseite. Das andere Band liegt an der vorderen (radialen) Kante und wird von dem langen Sehnenast des M. extensor digitorum communis umschlungen, wodurch dessen Zugrichtung so geändert wird, daß er Supination bewirkt. Entsprechend der Achsenlage der Rotation an der ulnaren Kante greift die Sehne an der vorderen (radialen) Kante an. Das Lig. anterius hat hauptsächlich die Zugrichtung dieser Sehne zu bestimmen.

Ist ein drittes Fingerglied vorhanden, so ist sein Gelenk nur rudimentär ausgebildet.

3. Dritter Finger.

Der dritte Finger hat die Gestalt eines spitzen Dreiecks und fügt sich in eine Lücke des zweiten Fingers meist so ein, daß beide Finger zusammen eine Leiste mit ungefähr parallelen Kanten bilden (Abb. 45). Die Trennungslinie zwischen beiden Knochen liegt also schräg zur Richtung der Kanten, die man als Längsrichtung des zweiten Fingers bezeichnen kann. Beide Finger sind ligamentös verbunden, die Fasern

Abb. 47. Zugrichtung des zwischen zweitem (II) und drittem (III) Finger ausgespannten Lig. interosseum. Medialseite. Rechter Flügel. (*Phoenicopterus.*)

des Lig. interosseum verlaufen aber nicht senkrecht zur Trennungslinie sondern schräg, ungefähr parallel zur Längsrichtung des zweiten Fingers (Abb. 47). Dieser Faserverlauf ist äußerst wichtig für das Verständnis des dritten Fingers. Die einheitliche Bildung, in die er mit dem zweiten Finger eingeht, legt doch ein völliges Verschmelzen nahe, ebenso wie die Metacarpalia verschmolzen sind. Daß er seine Trennung bewahrt, muß eine besondere Bewandtnis haben. Nach der bisherigen

Annahme soll er alle Bewegungen, auch Drehung des zweiten Fingers mitmachen. Die Ausbildung der Gelenkflächen zeigt aber, daß er zur Rotation garnicht fähig ist, sondern nur Ab- und Adduktion ausführen kann. Die Gelenkflächen zwischen Metacarpus und Digitus III sind nämlich zylinderförmig nach dem Prinzip der Scharniergelenke (Abb. 44) und gestatten nur Ab- und Adduktion. Bei dieser Bewegung haben zweiter und dritter Finger getrennte Achsen, müssen sich also gegeneinander in der Längsrichtung verschieben, was am Präparat wie auf den Röntgenbildern deutlich zu sehen ist. Bei Abduktion schiebt sich der zweite Finger gegen den dritten vor, und dadurch wird das Lig. interosseum genau in der Richtung des Faserverlaufes gespannt und ein weiteres Abduzieren verhindert. Diese Einrichtung bildet eine leistungsfähige Begrenzung der Streckung und sichert das Gelenk gegen Ueberstreckung, eine Gefahr, die, wie schon oft erwähnt, namentlich beim Niederschlag besteht. Zugleich wird dadurch verständlich, warum die Phalangen des zweiten und dritten Fingers nicht nach dem Beispiel der Metacarpalia verschmolzen sind.

Von Rotation des zweiten Fingers wird der dritte nicht beeinflußt, weil die Rotationsachse gerade an der Grenze beider Knochen liegt, eine Bewegung dort also nicht stattfindet. Die Befestigung des dritten Fingers bildet zum zweiten Finger hin das besprochene Lig. interosseum, auf der Medialseite gelegen, zum Metacarpus eine synoviale Kapsel, die sich auf der Medialseite zu einem starken Band differenziert.

B. Muskulatur.

Hierzu Abb. 32–35.

Zur Bewegung des Daumens dienen vier Muskeln, ferner ein Ast der Sehne des M. extensor digitorum communis (30) und vielfach auch Fasern des langen propatagialen Bandes. Letztere besorgen die Abduktion zusammen mit dem M. abductor pollicis (37), der von der Sehne des M. ext. met. rad. (28) entspringt und medial um den Daumenhöcker des Metacarpus zum Daumen führt, so daß er gleichzeitig einen kräftigen Niederzug (Flexion) bewirkt. Reine Flexion bewirkt der kleine M. flexor pollicis (39), der auf der Medialseite vom Metacarpus zum Daumen zieht. Gehoben (Extension) wird der Daumen vom M. extensor pollicis brevis (40) und dem einen Sehnenast des M. extensor dig. comm. (30). Ersterer verbindet mit der Hebung Abduktion und Supination, die sich aus der Gestalt der Gelenkflächen bei Hebung zwangsläufig ergibt. Darum resultiert aus dem Zug

des Sehnenastes des Extensor dig. comm., der den Daumen ausschließlich hebt, ebenfalls eine Supination. Reine Adduktion bewirkt meist der kräftige M. adductor pollicis (38), der von der Vorderkante des Metacarpale II zur gegenüberliegenden Seite des Daumens zieht. Vermöge dieser recht zahlreichen Muskulatur kann der Daumen in jeder vom Gelenk gestatteten Richtung aktiv bewegt werden.

Da der dritte Finger nur Ab- und Adduktion ausführt, darin aber an den zweiten Finger gebunden ist, und die Bewegung des einen sich dem anderen mitteilt, wirken die Muskelzüge entweder auf beide oder nur auf den zweiten Finger. Dabei lassen sich die Muskeln ebenso wie beim Daumen nicht leicht nach ihrer Wirkung in der einen oder anderen Bewegungsebene einteilen, da sie meist gemischte Bewegungen bedingen und nur danach zu klassifizieren sind, in welcher Ebene sie mit stärkerer Komponente wirken.

Vornehmlich rotatorisch wirken zwei Muskeln, von denen der M. extensor digitorum communis (30) der interessanteste aller Fingermuskeln ist. Er entspringt zusammen mit dem ectepicondyloradialis (25) von der lateralen Fläche des Humeruskopfes und verläuft, am Unterarm fleischig, an der Hand sehnig, auf der Dorsalseite des Armes. Seine Sehne führt in einer Rinne über das distale Ulnaende, passiert, von einer Scheide umgeben, das Handgelenk und teilt sich darauf in zwei Aeste, von denen der eine, wie erwähnt, zum Daumen geht, der andere in einer Knochenrinne versenkt mit einem Schlangenbogen zum Grundglied des zweiten Fingers. Er kommt so, auf der Dorsalseite des Metacarpale II bleibend, zunächst an dessen vordere Kante zu liegen, dann an die hintere, um zum Schluß wieder steil zur Vorderkante anzusteigen, wo er sich an der Phal. I dig. II anheftet. Wie schon Prechtl betont, wird die rein supinatorische Wirkung des Muskels dadurch hervorgerufen, daß die Sehne durch den letzten Bogen schräg zur Richtung der Finger an das Grundglied geführt wird. Nicht erklärt ist aber damit, warum der lange Ast vom Trennungspunkt ab nicht geradlinig zum Anfang des letzten Bogens führt und erst dort in einer Knochenrinne versenkt wird. Der Grund liegt in der Zweiteilung der Sehne und zeigt sich am besten bei den *Passeres*. Dort läuft der lange Ast kurz nach der Teilung um einen scharfen Knochenzapfen, der ihn von der Innenseite des Bogens krallenartig umfaßt (Abb. 48 a). Bis zu diesem Zapfen laufen beide Aeste, obwohl schon kurz vorher getrennt, nebeneinander in der Richtung, die der Daumenast auch nachher beibehält. Der Winkel, in dem der lange Ast von der vorherigen Richtung abweicht, ist abhängig von der Stellung des Hand-

gelenkes und wird umso größer, je mehr das Handgelenk gebeugt ist. Bietet sich nun dem Zuge des langen Astes ein Widerstand, wie es immer dann der Fall sein wird, wenn der vom Luftwiderstand passiv pronierte zweite Finger aktiv supiniert werden soll, beispielsweise im Niederschlag oder beim Gleiten, so würde sich ohne Knochenrinne oder Zapfen der Zug des Muskels nicht auf beide Aeste gleichmäßig verteilen, sondern zunächst der Winkel des langen Astes sich so weit wie möglich verflachen und dabei ein verstärkter Zug auf den kleinen Daumenast ausgeübt werden (Abb. 48b). Der Erfolg des Muskelzuges wäre also statt Supination des zweiten Fingers Hebung des Daumens. Knochenzapfen oder erster Teil der schlangenbogenförmigen Rinne ver-

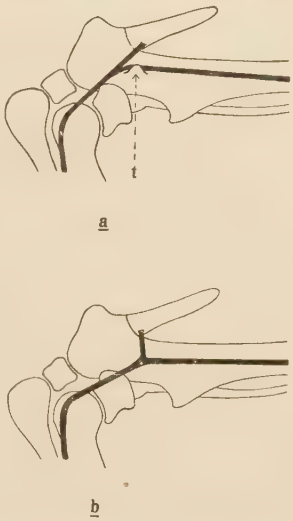


Abb. 48. Schematische Darstellung der Bedeutung des Knochenzapfens (t) für Vermeidung einer gegenseitigen Beeinflussung der beiden Sehnenäste des M. extensor digitorum communis.

Durch den Zapfen — bei anderen Arten durch eine Knochenrinne — wird erreicht, daß der lange Sehnenast nach der Trennung in einem scharfen Winkel abbiegt und der Trennungspunkt der beiden Aeste nicht durch vermehrte Belastung des einen oder des anderen Astes verschoben werden kann (a).

Beim Fehlen einer solchen Einrichtung (b) bestände die Gefahr, daß der Muskelzug, der beide Aeste gleichmäßig zurückziehen soll, auf den langen Ast wirkungslos bleibt, wenn passive Wirkung des Luftdrucks der Supination des zweiten Fingers einen großen Widerstand bietet, indem nämlich der Winkel zwischen dem gemeinsamen Sehnenabschnitt und dem langen Ast sich verflacht und nur der kurze Sehnenast zurückgezogen wird. Rechter Flügel, Lateralseite. (*Corvus.*)

hindern eine solche Beeinflussung des einen Sehnenastes bei vermehrter Spannung des anderen für jede Stellung des Handgelenkes; der zweite Teil des Schlangenbogens bedingt die supinatorische Wirkung auf den zweiten Finger.

Da Pronation, von mehrfach genannten Ausnahmen abgesehen, passiv vom Luftwiderstand hervorgerufen wird und auch die äußersten Handschwingen, deren Kiele ganz oder beinahe mit der Längsachse des Fingers zusammenfallen, ihre Pronation, die sich aus der verschiedenen Fahnenbreite ergibt und bis zum Anschlagen der breiteren gegen den Kiel der proximal benachbarten Handschwinge führt, auf die Finger übertragen, kann die Rotationsfreiheit der Finger aktiv meist nur durch Supination ausgenützt werden. Ferner ist Supination für die Faltung

des Flügels von Wichtigkeit, indem die äußersten Handschwingen jalousieartig getrennt werden und sich leichter zusammenschieben bzw. entfalten lassen. Der Supinator ist daher der kräftigste Rotationsmuskel und der Pronationsmuskel, M. flexor digitorum sublimis (34), bedeutend kleiner. Dieser entspringt vom Humerocarpalband, zunächst unter jenem verborgen. Die Sehne läuft auf der Dorsalseite der Hand zur vorderen Kante, setzt sich am Grundglied des zweiten Fingers an und proniert dieses mit gleichzeitiger Flexion und leichter Abduktion. Schwache Fasern strecken die zweite Phalanx.

Auch die übrigen Muskeln können hier und da in ihrer Wirkung rotatorische Komponenten enthalten, jedoch ist Rotation niemals Hauptfunktion. Vornehmlich in der Ab- und Adduktionsebene wirken folgende vier Muskeln: Die Adduktion der Finger besorgt der zweiköpfige M. extensor indicis longus (33). Der große Kopf entspringt von der distalen Hälfte des Radius, passiert sehnig das Handgelenk auf der Lateralseite und zieht dann zur Vorderkante des Metacarpus und bis zum distalsten Fingerglied (2. oder 3. Phal.), alle Fingerglieder abduzierend. Dieser Kopf ist von der Stellung des Handgelenkes abhängig, indem bei Streckung schon ein starker Zug auf ihn ausgeübt und seine Funktion unterstützt wird. Der kleine zweite Kopf, der vom Metacarpus oder vom Radiale entspringt und sich an der Sehne des großen Kopfes anheftet, ist von der Handstellung unabhängig. Der M. abductor indicis (36) kann mit gleichem Recht zu den Pronatoren gezählt werden. Er entspringt von der Vorderkante der Metacarpus, teilweise auch auf der Medialseite, und inseriert sich am Grundglied des zweiten Fingers.

Zur Adduktion dienen ebenfalls zwei Muskeln. Der M. interosseus palmaris (42) liegt als doppelt gefiederter Muskel in der Lücke zwischen Metacarpale II und III. Seine Sehne tritt dorsal über die distale Vereinigung der Metacarpalia und adduziert alle Glieder des zweiten Fingers. Der M. flexor digiti tertii (43) entspringt vom hinteren (ulnaren) Rande des Metacarpus und heftet sich mit kurzer Sehne am dritten Finger an. Er beugt diesen und mithin auch das Grundglied des zweiten Fingers. Beide Muskeln wirken infolge der Breite des Fingers mit langem Hebel.

In der Flexions- und Extensionsebene wirken zwei Muskeln, von denen der die Glieder des zweiten Fingers niederziehende M. flexor digitorum profundus (35) entsprechend der stärkeren Beanspruchung beim Niederschlag der kräftigste ist. Er entspringt von der Volarfläche der Ulna, zieht medial über das Handgelenk und inseriert

sich auch an der ersten und zweiten Phalanx medial. Der M. interosseus dorsalis (41) entspringt dorsal (lateral) vom M. interosseus palmaris ebenfalls in der Lücke zwischen Metacarpale II und III. Wie dieser doppelt gefiedert, läuft er auf der Dorsalseite bis zur letzten Phalanx (2. oder 3.), so alle dorsalwärts ziehend.

Alle Bewegungen gemäß der drei Freiheitsgrade der Fingergelenke des Index können also aktiv ausgeführt werden. Für den dritten Finger ist nur ein Adduktor vorhanden, da er nur Ab- und Adduktion ausführt und in Abduktionsrichtung vom zweiten Finger mitgezogen wird.

VI. Schwungfederbefestigung.

Da im Fluge die Schwungfedern fast ausschließlich den Vogel zu tragen haben, muß ihre Befestigung an der Vorderextremität entsprechend stabil sein. Ihre Stellung zum Armskelett wurde schon erwähnt. Beim Gleitfluge erfahren proximale und distale Schwungfedern die gleiche Belastung. Unterschiede ergeben sich allein durch die verschiedene Flächengröße, wobei nur die dem Luftdruck dargebotenen, freiliegenden Teile zu berücksichtigen sind, also nicht die ganze, aus dem Verbande gelöste Feder, von der besonders im Armabschnitt ein großer Teil von den benachbarten distalen Schwungfedern verdeckt ist. Die durch wechselnde Flächengröße bedingten Belastungsunterschiede sind aber gering gegenüber denen, die beim Flügelschlag durch die verschiedene Geschwindigkeit der einzelnen Teile des Flügels entstehen. Bei doppelter Entfernung vom Drehpunkt verdoppelt sich die Geschwindigkeit. Da der Luftwiderstand aber annähernd im Quadrat wächst, beträgt das Belastungsverhältnis nicht 1 : 2 sondern 1 : 4. Das gilt allerdings nur für den Augenblick des Abfluges oder den Flug auf der Stelle. Hat der Vogel eine gewisse Fluggeschwindigkeit erreicht, so tritt zu der durch den Flügelschlag bedingten Geschwindigkeit v_1 und $2v_1$ die Fluggeschwindigkeit v hinzu. Das Belastungsverhältnis ist dann nicht $v_1^2 : 4v_1^2$ sondern $(v + v_1)^2 : (v + 2v_1)^2$. Für $v = v_1$ beträgt das Verhältnis 4 : 9. Die Belastungsunterschiede werden also um so kleiner, je größer die Fluggeschwindigkeit des Vogels ist.

Immerhin überwiegt die Belastung der distalen Schwungfedern beträchtlich, vermehrt auch dadurch, daß die Schwungfedern zur Hand hin immer größer werden und ihre Deckung abnimmt. Gestalt und Anordnung der Schwungfedern sowie Trennung in Arm- und Handschwingen sind allgemein bekannt. Die breite Innenfahne wird von der Luft gegen den Kiel der jeweils benachbarten proximalen Schwung-

feder gedrückt, so daß gegen einen Luftstrom von unten eine einheitliche Fläche wirkt. Dabei liegen die Armschwingen in Flugrichtung, während die Handschwingen sich mehr und mehr senkrecht dazu stellen, wobei die erste Handschwinge in die Verlängerung des Handskelettes zu liegen kommt. Infolge dieser Lage und der teilweisen Isolierung werden die äußeren Handschwingen auch stark in seitlicher Richtung beansprucht. Dies wirkt sich auf ihre Verbindung mit dem Handskelett insofern aus, als die Berührungsfläche mit dem Skelett zur ersten Handschwinge hin immer größer und kongruenter wird. Die äußersten Handschwingen, die ihren Ursprung an den Phalangen nehmen, liegen mit ihren Spulen in Knochenrinnen.

Besonders in der älteren Literatur finden sich bei Behandlung des Schwungfedersystems Angaben über Einrichtungen, die verhindern sollen, daß ein die Dorsalseite treffender Luftstrom den Vogel niederdrückt. Von allen Betrachtungen interessieren hier nur solche, die sich auf die Befestigung der Schwungfedern beziehen. Da war es als erster Alix, der von einer Rotation der Schwungfedern um ihren Kiel als Achse sprach, durch die beim Aufschlag die Fläche der Federn jalousieartig geöffnet werden sollte, um der Luft ein leichtes Durchstreichen zu ermöglichen. Alix bezog seine Angaben nur auf die Armschwingen der Raubvögel. Der Gedanke wurde dann von anderen Autoren aufgegriffen und sowohl für alle flugfähigen Vögel verallgemeinert als auch auf die Handschwingen ausgedehnt in der richtigen Erkenntnis, daß der Druck an den vom Drehpunkt entfernteren Teilen viel stärker ist. Eine Abwandlung erfuhr diese Theorie dann noch insofern, als die Feder sich nicht als Ganzes in ihrer Befestigung am Skelett drehen sollte, sondern durch den auf die breite Fahne stärker wirkenden Druck im Kiel verdreht würde.

Wieweit die geäußerten Ansichten mit dem anatomischen Befund übereinstimmen, soll im folgenden erörtert werden. Verschiedenheiten in der Insertion der Arm- und Handschwingen bedingen eine getrennte Besprechung.

A. Armschwingen.

Der Unterarm trägt an seinem ulnaren Rande eine Hautfalte, in der Einstülpungen die Scheiden für die Federspulen bilden. Die Befestigung der Spule in der Scheide ist denkbar fest und gestattet weder ein Herausgleiten noch eine Drehung.

Die Armschwingen liegen mit ihrem unteren Ende dorsal auf der Ulna auf (Abb. 19). An der Berührungsstelle trägt die Ulna kleine Höcker, die den kurzen, zur Spule führenden Ligamenten als Ansatz

dienen. Hier, wo Knochen und Spule sich berühren, ist der Angelpunkt, um den die Armschwinge bei Zusammenfaltung des Flügels eingeschlagen wird. Auf der Dorsalseite führen an die Schwungfedern Ligamente heran, die ihren Ursprung in der ligamentösen Bedeckung der dorsalen Muskulatur nehmen. Dieses flächige Ligament heftet sich auch am Radius an und tritt mit der kurzen Sehne der Mm. propatagiales in Beziehung, worüber Pelissier eingehend berichtet. An der Armschwingenspule setzen die Fasern jeweils auf der proximalen Seite an, weil sich sonst beim Zusammenfalten des Flügels Spannungen ergeben würden. Diese Bänder verstärken die Dorsalbefestigung und werden auch bei Beanspruchung der Feder von oben wirksam. Spezielle Einrichtungen für eine solche Beanspruchung fehlen aber.

Alle von der Ventralseite herantretenden Bänder wirken allein gegen einen Druck von unten. Das verwendete Prinzip ist der einarmige Hebel. Den freien Arm bildet der Federkiel, den Drehpunkt der Berührungspunkt der Spule auf der Dorsalseite der Ulna. Die Luft

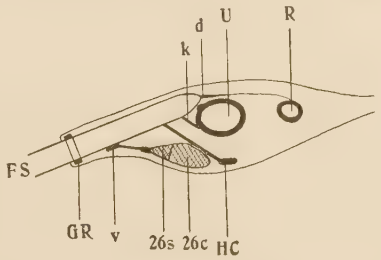


Abb. 49. Hebelwirkung der ventralen Schwungfederligamente. Schematischer Schnitt durch den Unterarm. R Radius, U Ulna, FS Armschwingenspule, 26s Schwungfederteil, 26c Teil zum Ulnare des M. flexor carpi ulnaris, HC Humerocarpalband, d kurzes dorsales Lig., k kurzes ventrales Lig. von der Ulna, v kleines ventrales Lig., GR großes Randligament.

drückt den Hebelarm nach oben, während die verschiedenen, von der Ventralseite des Armes herantretenden Bänder diesem Zug entgegenwirken (Abb. 49). Von der Hinterkante der Ulna kommend, laufen kurze Bänder an die einzelnen Schwungfedern, so Spule und Knochen direkt verbindend. Ferner kommen ligamentöse Elemente von den Scheiden der ventralen Muskulatur. Bei weitem am wichtigsten sind aber das Humerocarpalband, das nach Gadow das Sehnenband des M. extensor digitorum sublimis darstellt, und der M. flexor carpi ulnaris. Das Humerocarpalband zieht vom ventralen Humeruscondylus zum Ulnare und liegt von allen Organen des Unterarmes am ventralsten, die für eine Hebelwirkung günstigste Lage. Bei Streckung des Armes ist es straff gespannt. Von ihm entspringen flächenartige Bandfasern geradlinig zu den Schwungfedern, auf die einzelnen Spulen konzentrisch zusammenlaufend.

Der einzige Muskel, der aktiv auf die Stellung der Schwungfedern wirkt, ist der M. flexor carpi ulnaris (26, Abb. 34 und 50). Der Muskel teilt sich und hat zwei Endsehnen. Der größere Teil endet in einer Sehne, die direkt zum Ulnare führt. Der kleinere Teil (1 : 3 bis 1 : 4 im Gewichtsverhältnis) entwickelt schon an den letzten (proximalsten) Schwungfedern eine Sehne, die in einigem Abstand von der Ulna an der Ventralseite der Spulen entlangführt. Die beiden Muskelteile bleiben fast in ihrer ganzen Länge vereinigt; die Fasern des einen führen geradlinig zum Ulnare, die Fasern des anderen schwenken ab und laufen schräg zu der genannten Sehne. Nur an die letzten, proximalen Armschwingen heften sie sich direkt an, die übrigen gehen an ihre gemeinsame Sehne, die ebenfalls zum Ulnare führt. Mit den Armschwingen

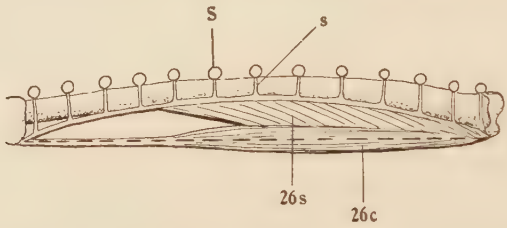


Abb. 50. Linker Unterarm von hinten in Richtung der Armschwingen, halbschematisch. Gestrichelt die Bogensehne, der sich die Sehne des Schwungfederteils des M. flexor carpi ulnaris (26 s) (26 c Teil zum Ulnare) bei Kontraktion der Muskelfasern nähert. Sehnenfasern (s) werden dann durch die Sehne zurückgezogen. S Armschwingenspulen im Schnitt.

wird die Sehne verbunden durch kurze Bandfasern, die von ihr senkrecht abzweigen. Ueber die Funktion dieses Muskels ist viel Irriges behauptet worden. PRECHTL nahm an, er ziehe die Armschwingen zum Körper hin. ALIX glaubt in ihm einen Rotator der Armschwingen gefunden zu haben (rotateur des rémiges). Danach sollten die Sehnenfasern die Spule umlaufen und bei Kontraktion des Muskels eine Drehung bewirken. Diese Deutung wurde nun von allen Autoren, die etwas von der Schwungfederbefestigung erwähnen, ohne Nachprüfung übernommen. Erst PELISSIER hat nachgewiesen, daß weder die eine noch die andere Deutung zutreffend ist. Er hat richtig erkannt, daß die alleinige Wirkung des Muskels auf die Armschwingen ein Abwärtszug gegen den Luftstrom ist, wenn auch seine Ueberlegung, die ihn dazu führt, nicht ganz stichhaltig ist. Wichtig sind neben den oben erwähnten Verhältnissen folgende, die bisher nicht beachtet wurden. Die an die Armschwingen heranführende Sehne verläuft nicht geradlinig, sondern bogenförmig

(Abb. 50). Dieser Bogen kommt dadurch zustande, daß Ursprungs- und Insertionspunkt des Muskels bzw. seiner Sehne ventraler liegen als die Fläche der Armschwingen und außerdem die Fläche der Armschwingen selbst einen nach volar offenen Bogen beschreibt, der durch die Krümmung der Ulna bedingt ist. Außerdem beschreibt die Sehne noch einen gegen die Ulna offenen Bogen, aber nicht dieser ist für die Wirkungsweise des Muskels ausschlaggebend, wie Pelissier meint, da er in der Fläche der Schwungfedern liegt und bei Kontraktion keine Bewegung senkrecht dazu erzeugen kann, sondern der in der Transversalebene liegende. Spannt sich nun der Muskel, während das Ulnare in Streckstellung verharrt, so wird sich der Bogen verkürzen und sich der Bogensehne, der Verdindungslinie zwischen Ursprung und Insertion nähern. Die Bewegung der einzelnen Teile in der Richtung des Armes ist dabei verschwindend gering. Stärker ist die Ventralbewegung der Sehne. Die Bewegung erfolgt vornehmlich in Richtung der kleinen, senkrecht von der Sehne abzweigenden Fasern und überträgt sich so auf die Armschwingen, diese gegen den Luftstrom herabziehend. Der Vollständigkeit halber sei bemerkt, daß dabei auch eine ulnarwärts gerichtete Bewegung erfolgt, wie sie von Pelissier beschrieben wird. Diese Bewegung ist aber nur möglich, weil der Zug nach ventral erfolgt. Die wirkliche Bewegung entspricht der Resultierenden beider, einer mittleren Bewegung, die beide als Komponenten enthält.

Es ergibt sich also eindeutig Niederzug der Armschwingen als Wirkung des Schwungfederteils des M. flexor carpi ulnaris. Das dabei verwendete Prinzip ist die Verkürzung eines Bogens auf seine Sehne. Es findet im Unterarmbereich der Schwungfedern noch ein zweites Mal Verwendung.

B. Handschwingen.

Schon die proximalen oder letzten Handschwingen zeigen in ihrer Befestigung insofern einen Unterschied, als sie nicht in einem Punkte der knöchernen Unterlage aufliegen, sondern in zwei, deren Entfernung durch den Abstand der Metacarpalia II und III sowie durch die Winkelstellung der Handschwingenspule zu den Mittelhandknochen bestimmt wird. Je weiter vorn eine Handschwinge gelegen ist, um so mehr geht die anfangs rechtwinklige Stellung in eine Parallelstellung über; die äußerste Handschwinge liegt der zweiten Phalanx des großen Fingers in seiner Längsrichtung an. Durch diese Auflage in zwei Punkten bzw. der dazwischenliegenden Fläche gewinnen die Armschwingen eine große

Festigkeit, nicht nur gegen einen Luftdruck von volar sonders auch von dorsal.

Die den Fingern aufliegenden terminalen Handschwingen sind auch weitgehend gegen Rotation gesichert, indem die Knochen für die Spulen entsprechende Rinnen ausbilden und eine sehr feste Bindegewebsmasse sich entwickelt. Die Differenzierung einzelner Bänder ist dort nur unwesentlich, bedeutender an den proximalen Handschwingen. Ein starkes, flächenförmiges Ligament kommt ventral vom Handgelenk, insbesondere vom Ulnare, aber auch vom Radius und Metacarpus und läuft, sich strahlenförmig aufteilend, an die einzelnen Handschwingen. Es heftet sich dabei am Metacarpale III an, bevor es zur Handschwinge führt. Die ventrale Verbindung ist also im Prinzip die gleiche bei Arm- und Handschwingen. Diese Bänder straffen sich automatisch bei Streckung der Hand. Durch das im folgenden Abschnitt zu besprechende große Randligament werden bei Entfaltung des Flügels die proximalen Handschwingen zum Körper hin bewegt und der Handflügel so entfaltet. Dabei liegt der Drehpunkt der Handschwingen auf dem Metacarpale II, der Ansatz der Bänder auf dem Metacarpale III. Bewegt sich die Schwungfeder zum Körper hin, so wird das Band automatisch gespannt, da sein Insertionspunkt an der Handschwinge bei Aufrichtung derselben sich vom Metacarpale III entfernt.

Ein besonderer Muskel, wie der als Niederzieher der Armschwingen fungierende M. flex. carpi uln., fehlt den Handschwingen.

C. Gemeinsame Ligamente der Schwungfedern.

Geschlossenheit der Flügelfläche und gleichmäßige Belastung der Federn sind wichtige Forderungen für hochwertige Flugleistungen. Der Abstand der Schwungfedern von einander wird geregelt durch Bänder, die von Schwungfeder zu Schwungfeder laufen. Um den verschiedenen Graden der Entfaltung gerecht zu werden, treten elastische Bänder hinzu oder elastische Fasern fügen sich den straffen an. Auch hier bestehen zwischen Arm- und Handschwingen Unterschiede in Ausbildung und Festigkeit, wenn auch manche Bänder von der letzten Armschwinge bis zur ersten Handschwinge durchlaufen und nur an Mächtigkeit gewinnen.

Am stärksten und immer vorhanden ist das große Randligament (grand ligament marginal PELISSIER). Es liegt am äußersten Rande der Hautfalte, in der die Federspulen stecken. Im Bereich der Handschwingen ist es bei den einzelnen Familien recht einheitlich ausgebildet. In der gleichen Breite wie die Spulen verbindet es je zwei benachbarte Handschwingen, und die mittleren Fasern werden

in ihrer mittleren Länge durch den jeweiligen Abstand der Spulen bestimmt. Die dorsalen und ventralen Randfasern laufen über die Spulen hinweg und bilden so einheitliche dorsale und ventrale Bänder. Bei den Ardeiden fehlen die mittleren Fasern, es findet sich dorsal und ventral je ein gesondertes Band. Fast immer ist die dorsale Seite des Bandes ebenso stark wie die ventrale, nur bei den Tubinares überwiegt die Ventralseite.

Stärkere Verschiedenheiten weist das große Randligament im Abschnitt der Armschwingen auf (Abb. 51). Ebenfalls die Breite der

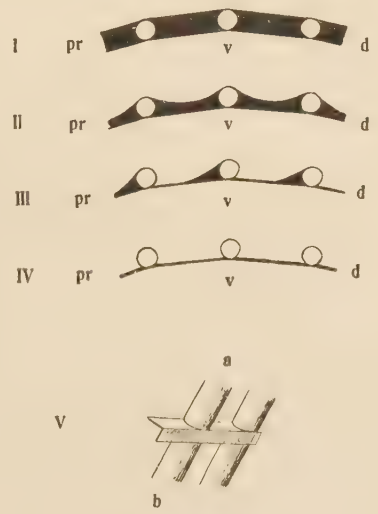


Abb. 51. Typen des großen Randligamentes im Bereich der Armschwingen. Die Kreise stellen die Armschwingenspulen im Querschnitt dar. pr proximal, d distal, v ventral. I. doppelseitig (Phasianidae: *Lagopus*), II. vorwiegend ventral (Otides: *Otis tarda*), III. ebenfalls vorwiegend ventral (Charadriidae: *Charadrius sanctae helenae*), IV. ausschließlich ventral (Plegadidae: *Guara rubra*), V. doppelseitig, zieht aber auf der Ventralseite etwas zur Ulna hin. a apicaler, b basaler Teil der Armschwingen (Cuculi: *Cuculus canorus*)

Spulen nimmt es ein bei den Phasianidae, Columbae, Ralli, Falconidae und Micropodidae, wenn auch hier die Ventralseite häufig verstärkt ist, indem sich das Band noch etwas zur Ulna hin ausdehnt. Ausschließlich auf der Ventralseite verläuft das Band nur bei den Plegadiden. Bei den übrigen untersuchten Familien nimmt es eine Mittelstellung ein, indem die Fasern zwar von der ganzen, der benachbarten zugewandten Spulenseite entspringen, das Band sich aber zur Mitte zwischen zwei Spulen verschmälert und dort auf der Ventralseite verläuft.

Dort, wo die von der Sehne des Schwungfederteils des M. flex. c. uln. kommenden Fasern sich an den Spulen anheften, verläuft meist ein weit schwächeres Band auf der Ventralseite parallel zur Ulna. Es setzt sich an den Handschwingen fort und verliert sich gegen die Flügelspitze hin. Dieses Band ist stark mit elastischen Teilen durchsetzt, die sich bei Zusammenfaltung zwischen den Schwungfedern als deutliche Ver-

dickungen abheben. Aber auch das große Randligament wird häufig von elastischen Fasern begleitet, besonders in der Region des Handgelenkes, die bei Zusammenfaltung des Flügels der stärksten Verkürzung unterworfen ist.

Im Bereich der Armschwingen tragen diese Bänder, insbesondere das große Randligament mit bei zur Festigung der Schwungfedern gegen Druck auf ihre Ventralseite. Sind die Bänder bei Streckung des Armes straff gespannt, so stehen die Schwungfederspulen als Folge der Ulnakrümmung in einem nach ventral offenen Bogen. Wollten die Schwungfedern dem Druck ausweichen, so würde der Bogen vertieft und ein Zug auf Handschwingen und die Befestigung der Bänder am Unterarmgelenk ausgeübt werden.

Auffallend ist das verschiedene Verhalten des großen Randligamentes. Im Bereich der Armschwingen beschränkt es sich bei vielen Familien mehr auf die Ventralseite, im Bereich der Handschwingen wird nur bei den Tubinares die Dorsalseite vernachlässigt. Der Grund dafür ist in der Tatsache zu suchen, daß die vom Drehpunkt des Armes entfernter stehenden Handschwingen infolge ihrer größeren Relativgeschwindigkeit stärker einer Verdrehung ausgesetzt sind, schon infolge der teilweisen Isolierung der Handschwingenspitzen. Weniger wirkungsvoll ist dabei eine Verdrehung durch den von unten wirkenden Luftdruck; denn die unteren Federteile bleiben in Deckung und verhindern schon so eine Verdrehung in dieser Richtung. Aber ein von oben wirkender Luftdruck würde eine Verdrehung der Handschwingen im Sinne der Jalousietheorie bewirken. Das aber würde die hebende Wirkung des aktiven Rück-(Auf-)schlages, der zumindest für den Rüttelflug zutrifft, unmöglich machen, da sich die Federfahnen automatisch in die Richtung des geringsten Widerstandes stellen würden. Als Einrichtungen, die einer solchen Verdrehung entgegenwirken, ist die Doppelseitigkeit und Breite des großen Randligamentes schon genannt worden. Unter diesem Ligament, zwischen ihm und den Handknochen, liegt ein weiteres, flächenförmiges Ligament, dessen Fasern von der Dorsalseite der jeweils proximalen Handschwinge zur Ventralseite der benachbarten distalen Handschwinge führt (Abb. 52). Dieses Band, das in der Literatur nirgends genannt ist, wird beansprucht, wenn ein Luftdruck von oben die Handschwingen an ihrer breiten Fahne zu drehen strebt. Dann würde dieses schräge Ligament um die Spulen aufgedreht und der Abstand der Handschwingen verkleinert werden, eine Bewegung, die bei entfaltetem Flügel durch das die Schwungfedern an Arm und Hand verbindende große Randligament verhindert wird. Eine Drehung der

Handschwingen ist also für den Bereich der Spulen ausgeschlossen. Wie weit eine Verdrehung des Federkieles in sich stattfinden kann, ist eine Frage der Schwungfederstatik, die hier nicht erörtert werden soll.

Es bleibt noch offen, warum der Insertion der Armschwingen eine solche Verspannung gegen Rotation fehlt. Nur bei wenigen, oben genannten Familien ist das große Randligament doppelseitig und nimmt die Breite der Federspulen ein. Sicher nicht, damit bei ihnen eine Rotation stattfinden kann, um, wie es die Jalousietheorie will, der beim Aufschlag von oben drückenden Luft einen leichten Durchtritt zu ge-

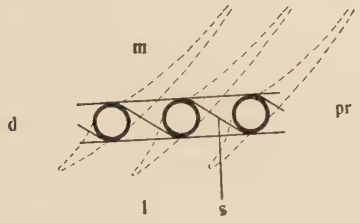


Abb. 52. Schräges Ligament (s) der Handschwingen im Querschnitt durch die Handschwingenspulen.
l dorsal, m ventral, pr proximal, d distal.

statten. Denn es ist nicht einzusehen, warum in den weniger schnell bewegten Teilen des Flügels auf von oben wirkenden Luftstrom Rücksicht genommen werden soll, wenn die viel schneller bewegten und von der schädlichen Luftströmung weit stärker betroffenen Teile gerade Einrichtungen aufweisen, die eine Rotation verhindern. Es muß darum aus der Insertion der Armschwingen im Vergleich zu der der Handschwingen geschlossen werden, daß die Armschwingen nur auf Luftdruck von ventral eingerichtet sind, weil ein solcher von dorsal so gut wie niemals auftritt.

Rückblick.

I. Sternum und Schultergürtel werden nur kurz behandelt, da sie eine vermittelnde Stellung zwischen Flügel und Körper einnehmen und auf ihre Konfiguration neben dem Flug auch andere Bewegungsvorgänge (Atmung) einwirken. Das Gelenk zwischen Sternum und Coracoid wird auf Abduktion beansprucht; zu seiner Festigung dient hauptsächlich die Membrana sterno-coraco-clavicularis, deren Wirksamkeit durch Einschaltung einer Spina sterni erhöht werden kann. Die Furcula stellt eine elastische, ebenso auf Zug wie auf Druck eingestellte Verbindung von Schultergelenk zu Schultergelenk dar. Die zugehörigen Muskeln dienen hauptsächlich zur Bewegung des Brustkorbes und weisen in ihrem Faserverlauf nur teilweise auf eine Beanspruchung von seiten des Flügels hin.

II. Oberarm. Eine bedeutsame topographische Beziehung des Schultergelenkes ist seine Lage an der Vorderkante des Flügels und vor dem Schwerpunkt. Aus ihr resultiert eine passive Bewegungsintension, die den Flügel zu pronieren und den Körper hinten zu senken strebt. Beide Kräfte werden durch den Bandapparat neutralisiert, dessen kräftigstes Ligament die Pronation begrenzt, wodurch Anstellwinkel des Flügels und wagerechte Haltung des Körpers im freien Flug gleichzeitig bedingt werden.

Das Schultergelenk besitzt drei Grade der Bewegungsfreiheit: Bewegung in zwei zu einander senkrecht stehenden Elementarebenen und Rotation. In der Ebene des kleinsten Querschnittes des Humeruskopfes findet ein reines Gleiten statt, in der des größten Gleitrollen, an dem das Gleiten den größten, das Rollen nur einen geringen Anteil hat. Die Rotationsfreiheit ist infolge der länglichen Gestalt des Humeruskopfes beschränkt; echte Kreiselung der Gelenkflächen, die nicht immer mit einer Rotation des Humerus um seine Längsachse identisch ist, bedingt immer Aenderung des Anstellwinkels der Flügelfläche.

Ausführlich werden die am Humerus inserierenden Muskeln behandelt, da ihre Funktion für manche flugtheoretische Frage von entscheidender Bedeutung ist. Nur auf einige wichtige Ergebnisse sei nochmals hingewiesen: Durch seine Insertion vor der Längsachse des Humerus wird der M. pectoralis befähigt, auch bei angelegtem Humerus auf den Flügel niederziehend zu wirken. Zu dieser, den Fügel in der Transversalebene bewegenden Komponente treten eine rotatorische, die den Flügel bei abduziertem Humerus zu pronieren, bei adduziertem zu supinieren strebt, und eine in der Frontalebene (also im freien Flug in der Horizontalebene) wirkende, die bei gleichzeitiger Kontraktion aller Fasern auf den Flügel zurückziehend wirkt. Letztere ermöglicht erst die Uebertragung des beim Niederschlage erzielten Vortriebs auf den Körper und bestätigt die Ansicht, daß der Niederschlag der Gewinnung kinetischer Energie diene. Im einzelnen divergiert die Zugrichtung der Fasern erheblich. Partielle Kontraktion der vorderen Teile des Muskels stellt die Bedingung für den hebenden Aufschlag dar, da die rückwärts gerichtete Luftdruckkomponente nur durch einen entsprechenden, vorwärts gerichteten Muskelzug kompensiert werden kann. Die Vorwölbung der Furcula stellt eine der Möglichkeiten dar, die Fasern vor das Schultergelenk zu verlegen.

Eine Betrachtung der Aufschlagsmuskulatur darf sich nicht allein auf den M. supracoracoideus beschränken; M. deltoideus major und M. scapuli-humeralis posterior sind gleichfalls zu berücksichtigen, wie

sich durch vergleichende Experimente an Krähen und Tauben zeigen läßt. Bei einer Krähe ergab die beiderseitige Durchtrennung der Sehne des M. supracoracoideus keine wahrnehmbare Beeinträchtigung des Flugvermögens, während eine Taube dadurch unfähig wurde, sich vom ebenen Boden zu erheben. Die Experimente von Couvreur und Chapeaux, die völlige Flugunfähigkeit ergaben, sind dahingehend zu berichtigen, daß eine solche operierte Taube sehr wohl imstande ist, schon von einer kleinen Erhöhung in horizontaler Richtung abzufliegen. Ebenso sind die aus diesem Experiment bezüglich des passiven Aufschlages gezogenen Schlüsse zu revidieren.

Von den übrigen Muskeln fällt dem M. latissimus dorsi die Aufgabe zu, den in der Ruhelage angelegten Flügel hochgezogen zu halten.

III. Unterarm. Das Ellenbogengelenk nähert sich in seinen Eigenschaften einem Scharniergelenk. Das vornehmlichste Interesse verdient das Zustandekommen der Längsverschiebung der Unterarmknochen, durch welche Ellenbogen- und Handgelenk in ihren Bewegungen gekoppelt werden. Die Beugung des Unterarmes läßt sich in zwei Abschnitte gliedern, einen ersten vom gebeugten Zustand bis zur rechtwinkligen Stellung, einen zweiten von der rechtwinkligen Stellung bis zur vollständigen Streckung. Beide unterscheiden sich in der Lage der Bewegungsebene, sowie in ihrer Beziehung zur Längsverschiebung der Unterarmknochen; während im ersten Abschnitt Radius und Ulna ihre gegenseitige Lage bewahren, werden sie im zweiten vermittels Trennung ihrer Bewegungsachsen gegeneinander in ihrer Längsrichtung verschoben. Konfiguration der Gelenkflächen und Bandapparat sind gleichermaßen an der Aenderung der Bewegungsebene und der Trennung der Bewegungsachsen beteiligt. Rotation tritt nur zwangsläufig auf.

Der Bandapparat weist ferner Anpassungen an die mechanische Beanspruchung auf, indem das dem stärksten Zug ausgesetzte große innere Seitenband am kräftigsten ist.

Die Hauptmuskeln des Unterarmes zeigen immer ein Ueberwiegen der Strecker. Eine weitere Anzahl von Muskeln dient der Unterstützung und Sicherung der Längsverschiebung der Unterarmknochen. Rotatoren sind, wie es bei der Zwangsläufigkeit der Bewegung zu erwarten ist, nicht vorhanden. Eine Beugewirkung üben ferner die Spanner des Propatagiums aus, deren kurze Sehne die Aufgabe hat, den Unterarm in der Ruhelage gebeugt zu halten.

IV. Hand. Die Bewegung des Handgelenkes erfolgt in der Ebene der Schwungfederfläche. Sie verteilt sich auf eine Bewegung zwischen Unterarm und Carpalknochen, die von der Knochenverschiebung

abhängig ist, und eine solche zwischen Carpalknochen und Metacarpus, die von der Stellung des Unterarmes unabhängig ist. Das Prinzip der Koppelung der Gelenkbewegung mit der Längsverschiebung der Unterarmknochen ist das gleiche wie am Ellenbogengelenk. Damit stellt sich die Koppelung des Ellenbogen- und des Handgelenks als das in der Mechanik unter dem Namen Parallelführung bekannte Prinzip dar.

Alle Artikulationsflächen zeigen Sicherungseinrichtungen gegen pronatorische Verdrehung, teils durch Schrägstellung, teils durch innige Verzahnung.

Aus der einheitlichen Bandkapsel differenzieren sich zahlreiche Bänder, die hauptsächlich auf der Medialseite, der der stärksten Dehnung ausgesetzten Seite, liegen. Gelenkflächen wie Bandapparat sind vornehmlich auf pronatorische Beanspruchung eingerichtet, weniger auf supinatorische.

Demgemäß wirkt der Rotationsmuskel (M. ulni-metacarpalis ventralis) pronatorisch und sichert das Handgelenk bei starker supinatorischer Beanspruchung gegen Ueberdrehung. Strecker und Beuger sind jeweils zumindest doppelt angelegt; die Synergisten unterscheiden sich dadurch, daß der eine zweigelenkig und von der Stellung des Ellenbogengelenkes abhängig, der andere eingelenkig und unabhängig ist. In der Regel überwiegen die Strecker.

V. Finger. Der Daumen verbindet sich mit dem Metacarpus mittels eines Sattelgelenkes. Bei Hebung und Senkung erfolgt zwangsläufig eine Rotation, die in Uebereinstimmung mit der AHLBORN'schen Schrankentheorie steht.

Die Gelenke des zweiten Fingers sind ausgesprochene Rotationsgelenke. Daneben ist ausgiebig Ab- und Adduktion, in geringerem Maße Flexion und Extension ausführbar.

Wichtig für die Bewegung des dritten Fingers ist die Lage der Rotationsachse des zweiten Fingers an der Grenze zwischen beiden. Dadurch wird der dritte Finger von der Rotation des zweiten unabhängig; seine Gelenkflächen gestatten nur Ab- und Adduktion. In dieser Ebene fällt ihm die Aufgabe zu, eine Abduktion des zweiten Fingers, die beim Niederschlag passiv entsteht, zu begrenzen, wozu er durch ligamentöse Verbindung mit diesem und durch eine eigene Bewegungsachse befähigt wird. Diese Funktion ist zugleich der Grund dafür, daß er nicht mit dem zweiten Finger verschmolzen ist.

Die zahlreichen Muskeln gestatten aktive Ausführung jeder den einzelnen Fingern zukommenden Bewegungsfreiheit. Interessant ist der Sehnenverlauf des M. extensor digitorum communis, der infolge gleich-

zeitiger Insertion am Daumen und am zweiten Finger besondere mechanische Einrichtungen bedingt.

VI. Schwungfederbefestigung. Die Insertion der Schwungfedern zeigt keine Einrichtungen für aktive oder passive Rotation. Wo rotatorische Beanspruchung zu erwarten ist (Handschwingen), sind besondere Sicherungsvorrichtungen getroffen. So liegt im Unterarmbereich das große Randligament meist vorwiegend volar, im Handbereich dagegen ist es auf Volar- und Dorsalseite gleich stark. Der Schwungfederteil des M. flexor carpi ulnaris wirkt auf die Armschwingen ausschließlich niederziehend. Das dabei verwendete Prinzip, nämlich Verkürzung eines Bogens auf seine Sehne, gestattet auch dem großen Randligament, sich an der Festigung der Armschwingen gegen volaren Druck zu beteiligen, indem die Fläche der Armschwingenspulen infolge der Ulnakrümmung einen nach volar offenen Bogen bilden und das große Randligament keine Vertiefung dieses Bogens gestattet. Die Handschwingen sind untereinander ferner durch flächenförmige Ligamente verbunden, die von der Dorsalseite einer proximalen zur Ventralseite der distal benachbarten Handschwinge führen und die Spulen gegen eine supinatorische Verdrehung sichern.

Verzeichnis der im Text genannten Muskeln.

(Die beigefügten Zahlen stimmen mit den im Text und auf den Abbildungen verwendeten überein.)

1. serratus superficialis
1a. serratus superficialis p. metapatagialis
2. serratus profundus
3. sterno-coracoideus
4. rhomboideus superficialis
5. rhomboideus profundus
6. supracoracoideus
7. subcoraco-scapularis
8. pectoralis
8a. pectoralis p. propatagialis
9. coraco-brachialis anterior
10. coraco-brachialis posterior
11. scapuli-humeralis anterior
12. scapuli-humeralis posterior
13. latissimus dorsi
13a. latissimus dorsi anterior
13b. latissimus dorsi posterior
13c. latissimus dorsi p. metapatagialis
14. metapatagiales
15. deltoideus major
15a. deltoideus major p. propatagialis
16. deltoideus minor
17. propatagiales
18. biceps brachii
18a. biceps brachii p. propatagialis
19. triceps brachialis
19a. triceps brachialis p. scapuli-cubitalis
19b. triceps brachialis p. humero-cubitalis
20. brachialis inferior
21. entepicondylo-radialis sublimis
22. entepicondylo-radialis profundus
23. entepicondylo-ulnaris
24. ectepicondylo-ulnaris
25. ectepicondylo-radialis
26. flexor carpi ulnaris
27. flexor matacarpi ulnaris
28. extensor metacarpi radialis
29. extensor pollicis longus
30. extensor digitorum communis
31. ulni-metacarpalis ventralis

32. ulni-metacarpalis dorsalis
33. extensor indicis longus
34. flexor digitorum sublimis
35. flexor digitorum profundus
36. abductor indicis
37. abductor pollicis
38. adductor pollicis
39. flexor pollicis
40. extensor pollicis brevis
41. interosseus dorsalis
42. interosseus palmaris
43. flexor digiti III.

Literaturverzeichnis.

Ahlborn, Fr. Zur Mechanik des Vogelfluges. Abhandlungen des Naturwiss. Vereins in Hamburg. XIV. Bd. **1896.** — Alix, E. Essai sur l'appareil locomoteur des oiseaux. Paris **1874.** — Banzhaf, W. Die Vorderextremität von *Opisthocomus cristatus*. Zeitschr. f. Morph. u. Oekol. d. Tiere. 16. Bd. 1./2. H. Berlin **1929.** — Bergmann, C. Ueber die Bewegungen von Radius und Ulna am Vogelflügel. Müllers Arch. f. Anat., Physiol. p. 296 ff. Berlin **1839.** — Bernstein, H. A. De Anatomia Corvorum. Dissert. med. Vratislaviae **1853.** — Bübi, R. O. Zur Anatomie des Flügels von *Micropus melba* und einigen anderen *Coracornithes*. Jenaische Ztschr. f. Naturw. Bd. 33. **1900.** — Coues, E. Key to North American Birds. Boston **1884.** — Couvreur et Chapeaux. Les conditions du vol ramé chez les oiseaux. Expériences faites sur le pigeon. Comptes rend. des séances de la Société de Biol. Paris. Bd. 94. Nr. 15, p. 1160—1161. **1926.** — Demoll, R. Der Flug der Insekten und der Vögel. Jena **1918.** — Demoll, R. Die Flugbewegungen bei großen und bei kleinen Vögeln. Ztschr. f. Biologie. Bd. 90. H. 3. München **1930.** — Dreisch, Th. Der Segelflug der Vögel und die Theorien zu seiner Erklärung. Ber. u. Abhandl. d. Gesellsch. f. Luftfahrt, H. 9. München u. Berlin **1922.** — Fick, R. Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke unter Berücksichtigung der bewegenden Muskeln. 2. Teil. **1910.** — Fischer, O. Kinematik organischer Gelenke. Braunschweig **1907.** — Fürbringer, M. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. Amsterdam **1888.** — Gadow, H. (und Selenka, E.). Vögel. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI, 4. Abt. Leipzig **1891.** — Groebbels, F. Der Vogel als automatisch sich steuerndes Flugzeug. Die Naturw. **1930**, Heft 38. — Headley, F. W. The flight of birds. London **1912.** — Idrac, P. Experimentelle Untersuchungen über den Segelflug. Uebersetzung F. Höhndorf. München u. Berlin **1932.** — Jäger, G. Das Os humeroscapulare der Vögel. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Math. nat. Cl. Bd. 23, p. 387 ff. Wien **1857.** — Lambrecht, K. Handbuch der Palaeornithologie. Berlin **1933.** — Legal, E. u. Reichel, P. Ueber die Beziehungen der Größe der Flügelmuskulatur usw. 57. Jahresber. d. Schlesischen Ges. f. vaterl. Cultur. Breslau **1880.** — Lilienthal, O. Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst. München u. Berlin **1910.** - Lorenz, K. Beobachtetes über das Fliegen der Vögel usw. Journ. f. Ornith. 81. Jahrg. H. 1. Berlin **1933.** — Marey. Le vol des oiseaux. Paris **1890.** — Meckel, J. F. System der vergleichenden Anatomie. II. Teil, 2. Abt. Halle **1825.** - - Milla, K. Die Flugbewegung der Vögel. Leipzig u. Wien **1895.** — Pelissier, M. L'appareil ligamentaire des rémiges des oiseaux. Arch. Anat. Hist. Embryol. tom. 2, Fasc. 3—5. Strasbourg **1923.** — Prechtl, J. J. Untersuchungen über den Flug der Vögel. Wien **1846.** — Strasser, H. Ueber den Flug der Vögel. Jenaische Ztschr. f. Naturw. Bd. XIX, N. F. XII. **1885.** — Stresemann, E. Aves. In: Handbuch d. Zoologie von Kükenthal. Bd. 7, 2. Hälfte. Berlin **1927—1934.** — Tiedemann, Fr. Zoologie. Bd. II: Anatomie und Naturgeschichte der Vögel. Heidelberg **1810.** Thilo, O. Die Luftsäcke der Vögel als Sperrvorrichtungen. Riga **1915.** - Young, J. Contributions to the Anatomy of the Shoulder of Birds. Journ. Anat. a. Physiol. VI. **1871.** - Zimmer, K. Experimentelle Bestimmungen des Schwerpunkts der Vögel. Sitzungsber. d. Ges. Naturf. Freunde. Berlin **1935.**

Lebenslauf.

Ich, Maxheinz Sy, bin am 14. 10. 1911 in Berlin-Schmargendorf als Sohn des Lehrers Max Sy geboren. Ich besuchte das v. Kleist-Realgymnasium bis zur Reifeprüfung (1929) und bezog anschließend die Universität Berlin, um mich vornehmlich der Biologie und Chemie zu widmen. Nach acht Semestern wandte ich mich der Arbeit an meiner Dissertation zu und legte am 27. 6. 1935 die mündliche Prüfung ab.